Azərbaycan Aqrar Elmi 4 2018 Аграрная Наука Азербайджана

UOT. 576.31•576.3•575.112

CANLILARIN İNKİŞAFINDA GENETİK FASİLƏSİZLİYİN SİTOLOJİ ƏSASLARLA TƏHLİLİ

Q.M.MƏMMƏDOV
AMEA Genetik Ehtiyatlar İnstitutu

Nar meyozunun sitoloji tədqiqatı zamanı müəyyən edilmişdir ki, nüvənin ploidlik dərəcəsi ilə oradakı DNT-nin miqdarı arasında düz asıllılıq mövcuddur. Narın spermatozoidində DNT-nin miqdarı 1K-dirsə, onda diploid hüceyrənin erkən interfazasında DNT-nin miqdarı 2K-ə bərabər olur. Burada K ədədi DNT-nin miqdarına aiddir və xromosomun sayı (M) ilə hər hansı əlaqəsi yoxdur. Hüceyrə, interfazanın "S" mərhələsində DNT-nin replikasiyasından sonra, onun miqdarı 4K-ə çatır və anafazada xromotidlərin bir-birindən ayrılmasından sonra nüvədə DNT-nin miqdarı 2 dəfə azalaraq 2K-ə bərabər olur. DNT-nin miqdarının azalıb-artmasından onun nizamlama sikli yaranır. Narın hametlərinin yaranma fazasında DNT-nin nüvədə miqdarı azalaraq 1K-ə bərabər olur. Meyozun iki bir-birini əvəz edən mexanizmindən yalnız birində, DNT-nin miqdarı 1 dəfə artır. Birinci bölünmə zamanı profazada konyuqasiyada iştirak edən homoloji xromosomlar ayrılaraq iki hüceyrə arasında paylanılır və onların hər birində DNT-nin miqdarı 2K-ə bərabər olur. İkinci bölünmədə isə əkiz xromatidlər bir-birindən ayrılaraq 4 nüvəni əmələ gətirirlər və onların hər birində DNT-nin miqdarı 1K-ə bərabər olur. Həyatın inkişafının genetik fasiləsizliyinə əsasən, nüvədəki bütün DNT transkripsiyada matris təsirə malikdirsə, onda artıq DNT nüvədə olmur. DNT-nin sintezinə sərf olunan enerji o qədər böyükdür ki, funksiyası olmayan əlavə DNT-nin sintezinə təkamüldə yaranan inkişaf mexanizmi imkan vermir, əgər bu baş versə də, sonda bu artım orqanizmin (hüceyrənin) elminasiyasına gətirib çıxarır. Xromosomun funksiyasına daxil olan sinapsis, krossinqover, seqreqasiya, genlərin dreyfi, xiazm, interferensiya, toxumalarda DNT (miqdarının) artıqlığının əmələ gəlməsinin mexanizmləri bizim, habelə digər alimlərin tədqiqat işləri, yeni məzmunda geniş interpretasiya olunur.

Açar sözlər: *meyoz, profaza, DNT, təkamül, nüvə, nüvəcik, hüceyrə, gen, ilişkənlik, krossover, krossinqover, puf, piltə, disk, konyuqasiya, interferensiya, xiazm, sinapsis, seqreqasiya, zülal*

Bu onu göstərir ki, rekombinasiya tezliyi valideynlərin xromosomlarındakı gen kombinasiyasından asılı olmur və bu tezlik xromosomlardakı genlər arası məsafə ilə təyin edilir. Drozofilin X xromosomunun tədqiqi zamanı müəyyən edilmişdir ki, onların xromosomda xətti düzülümü olub, bu genlərin hər biri xromosomun uzununa boyu müəyyən olunmuş (lokalizasiya) sahəsində yerləşir. Onların allelləri X xromosomunun homoloquna uyğun olan sahəsində fəaliyyət göstərir. Qeyd olunanlar aşağıdakı faktlara əsaslanır.

1. Drozofilin məlum genlərinin 4 xromosomda xətti düzülüşünə əsasən onları 4 ilişgənliyi olan qrupa bölmək olar;
2. Əgər iki cüt gen tam ilişgən deyildirsə, onlar müəyyən olunmuş rekombinant tezliyinə aid edilirlər və bu tezlik (ədədi) ilişikli genlər arasında məsafəni tam əks etdirir.

Bu prinsipə əsasən iki gen, üçüncü genin bir xromosomda yerləşmə zonasını təyin edir. Bu cür analiz zamanı eyni anda bir xromosomda yerləşən iki genə nisbətən, üçüncü genin məsafəsi müəyyən edilir. Bu metodla xromosomdakı genlərin yerləşməsi və aralarındakı məsafənin təyini zamanı eyni anda 3 gen metodundan istifadə edilir və bu metodu 3 faktorlu ilişgənlik də adlandırmaq olar.

Əgər biz hesab etsək ki, hər hansı hipotetik genlərin xromosomda a, b, c sıra düzümü olur, onda onların arasındakı məsafə krossinqover tezliyi ilə təyin olunur. Aparılan analitik çarpazlaşmada heteroziqotlar olan +++/abc, üç qat ressesiv abc/abc ilə nəsildə səkkiz tip qametin yaranmasına gətirib çıxarır (komplementar tiplər qruplaşmış olurlar). Krossinqover baş verən qametlərin sayı krossinqover baş verməyən qametlərin sayından az olur. Tək çarpazlaşma zamanı a və b genlər arası sahədə (birinci), ikinci isə genlər arası xromatidlərin mübadiləsi b ilə c arasındakı sahədə yaranır.

İki tipin bir çarpazlaşmada tezliyi xromosomda xətti yerləşən ab və bc genlər arası məsafədən asılı olur. İkiqat çarpazlaşması olan qametlərin sayı qalanlarının sayından az olur ona görə ki, iki genarası çarpazlaşma tezliyi iki tək-tək yaranan hər sahədəki mübadilə tezliyinin hasilinə bərabərdir. Bunun da əsas səbəbi, onların tək-tək mübadilə tezliyindən az olmasıdır. Bu tipli çarpazlaşmanın ilişikli 3 faktorlu sistem ilə qarğıdalı bitkisinin analizindən daha düzgün qanun uyğun nəticələr alınır. Yarpağın orta qəhvəyi rəngini (bm) qırmızı aleyronunu (PR) və yaşıl rəngli cücərtini idarə edən genlər beşinci xromosomda lokalizə olunur. Bu genlər ilişgənlikdə analizi zamnı aşağıdakı nəticələr alınır.

Valideynlər $\frac{+++}{+++}$ x $\frac{bm,pr\ v}{bm,pr\ v}$

$F_1 = \frac{+++}{bm,pr\ v}$

Analitik çarpazlaşmada FX$\frac{bmprv}{bmprv}$

Yəni $\frac{+++}{bmprv}\ x\ \frac{bmprv}{bmprv}$

+++ 232 krossinqover olmayan tiplər =bm,pr v
235,1=42,1% valideyn tipləri
+,pr,v,84 tək-tək çarpazlaşma
bm ++ 74, bm və pr arası 14,5%
++ v 201 tək-tək çarpazlaşma
rekombinatın tipləri
bm pr += 194, pr və v arası 35,6%
+ pr + = 40 ikiqat çapazlaşma
bm + v = 46 bm və pr və pr və v arası 7,8%
cəmi = 1109

Nəsillərdə bu cür nəticələrin alınması (hər qrup iki tək-tək rastlaşan komplimentar tipdən ibarət olduqda) müəyyən qanunauyğunluqların üzə çıxmasına gətirib çıxarır. Aydın məsələdir ki, krossinqover yaranmayan tiplərə valideyn kombinasiyasındakı genləri saxlanılan tiplər aid edilir.

Onların arasında ən çox sayda ikiqat krossinqoveri olan qametlərdir. Məhz bu qrupa aid olanlara əsasən genlərin xromosomda xətti düzümünün olması təsdiq olunur.

Göründüyü kimi pr geni xromosomda bm geninin yanındadırsa və v geni homoloji xromosomdadırsa, onda onun yerini normal allel əvəz edir. Üç genin bu zaman xromosom cütlüyündə sırada yerləşməsi bç, prv ardıcıllığı ilə olur. İki qalan qrup isə, bir tipli krossinqover tipinə aid edilir. Onlardan biri bm ilə pr arasında , ikincisi isə pr ilə v arasında sahənin mübadiləsindən krossinqover yaranır. İki gen arasındakı məsafəni xəritədə düzgün vermək üçün, krossinqoverin yaranmasının bütün tipləri (tək, ikiqat) nəzərə alınır və əks halda xəritədə məsafə ədədində səhvlər müşahidə olunur. Nəticədə xəritədə bm və pr arasındakı məsafə 1,5 əvəzinə 14,5+7,8=22,3 olur. Buna bənzər nəticə bm və v sahəsindəki ümümi krossinqover tezliyi 35,6 əvəzinə 35,6+7,8=43,4 olur. Nəticədə pm ilə v arasında ümumi məsafə 65,7 bərabər olur (22,3+43,4). Beləliklə, ikiqat krossinqover yaranan çox nadir sahələri çıxmaq şərti ilə, xəritədə genlərarası həqiqi məsafə həmişə böyük olur (tək-tək çarpazlaşma tezliyinin yaranmasının hesablanmasına görə). Tədqiqatlardan alınan krossinqover tezliyi ədədi effektliyinə, görə tərtib olunan xəritədə dəqiqlik, genlərin xromosomda xətti yerləşməsinə əsasən onların arasında məsafə təyin edilir. Hər bir gen yaxud lokus ədədi əhəmiyyət kəsb edir və bu ədəd, krossinqover tezliyinin cəminin sol interval vəziyyətindəki sayına bərabər olur.

Məsələn, düz olmayan fasetoklu gen (fa), X xromosomda 3,0 vəziyyəində yerləşir. Məlumdur ki, bədənin sarı rəngini nizamlayan gen (Y) bu xromosomun lap qıraq sahəsində yer alır və hesablama məhz bu gendən başlayaraq (0,0 vəziyyətində) aparılır və Y və w genlərinin (gözün ağ rəngi) krossinqover tezliyi 1,5 ədədinə bərabər olur və bənzər krossinqover tezliyi w (fa) genlərinə də xarakterik keyfiyyətdir. fa genləri ilə xromosomun sol tərəfi arasında məsafə (genlər ilə) xəritədə 3 vahidə bərabərdir. Xromosomun o sahəsinin xəritəsinin tərtibi mümkün olur ki, həmin sahədə mutant genlər üzə çıxsın. Bununla yanaşı müəyyən edilmişdir ki, genlərarası məsafə qısa olarsa, onların toplanma sahəsini dəqiqliklə təyin etmək mümkün olur. Genlər arasında bu məsafə 10,80 və daha çox məsafə vahidində olarsa, onda onların arasında ikiqat krossinqover yarana bilir, yox əgər biz bu vahidi nəzərə almasaq, onda krossinqoverin yaranma tezliyinin ədədi ölçüsü az olur. Məhz buna görə də genetik xəritənin dəqiq tərtibi o vaxt verilir ki, genlərin qısa intervalının cəminin ölçü vahidi düzgün hesablansın və o genlər ki, bir-birindən xromosomda çox aralı məsafədə dururlar, onların hesablanmasında səhvlər meydana çıxdığı üçün xəritənin tərtibində məlum genlərin qısa intervalın cəmindən istifadə edilir.

Əgər 3 gen abc bu ardıcıllıq ilə xromosomda ilişikli qalırsa, onda a-b və b-c intervalının əhəmiyyətinin vahid ədədini xəritədə bilməklə, ikiqat krossinqover tezliyini hesablamaq mümkün olur. Əgər a-b interval vahidinin10 ədədinə (10) bərabər olduğunu və b-c intervalının 15 vahidə xəritədə bərabər olduğunu qəbul etsək, onda ikiqat krossinqover tezliyi eyni halda iki tək-tək krossinqover tezliyinin cəminə bərabər olur, yəni bu rəqəm 15% və 10% təşkil edir, başqa sözlə desək 1,5% bu rəqəm o vaxt düzgün olur ki, bir krossinqover yarandıqda o digərinin yaranmasına kömək etməsin, qısaca desək hər bir krossinqover bir-birindən asılı olmayaraq yaransın. Lakin sonrakı tədqiqatlardan sonra müəyyən edildi ki, qarşılıqlı sahələrdə krossinqover sərbəst yarana bilmir. Məsələn, a-b intervalındakı çarpazlaşma da eyni vaxtda b-c intervalındakı krossinqoverin yaranmasına mane ola bilir. Nəticədə ikiqat krossinqoverin tezliyi azalır, yəni interferensiya yaranır. Bu hadisə onunla əlaqədardır ki, müəyyən nöqtədə yaranan krossinqover (qarışıq sahədə), digər sahədə krossinqoverin yaranmasına mane olur. İnterferensiya genlərarası məsafənin qısalması zamanı, müşahidə olunacaq dərəcədə krossinqover effektini azaldır. Məsələn, xəritədə bm-pr və pr-v arası 22,3 və 43,4 vahidinə bərabərdir. Gözlənilən ikiqat krossinqover tezliyi isə 9,7% (22,3, 43,4%-

dən) olmalı idi. Həqiqətdə isə nəsildə analitik çarpazlaşmadan yalnız 7,8% ikiqat krossinqover tezliyinin vahidi əmələ gəlir. İnterferensiya dərəcəsinin təyini zamanı bəzi tədqiqatçılar onu kondensasiya (üst-üstə düşmə) anlayışı ilə əvəz edirlər və bu proses interferensiyanın tərs mənasını əks etdirir.

Kondensasiya effekti, müşahidə olunan ikiqat krossinqoverin gözlənilən krossinqover nisbətinə bərabərdir və onu vahidə qədər interferensiya ədədi ilə doldurur və birdən, yüzdə bir kəsrin arası ilə ifadə edilir. Yuxarıda qeyd olunanlarada bu koeffisent 0,078:0,097=0,804 olur. Bu onu ifadə edir ki, nəzəri cəhətcə ikiqat krossinqoverdən faktiki olaraq yalnız onun 80%-i əmələ gəlir və nisbi interferensiyanın ölçüsü 19,6%-dir. Meyoz prosesinin mərhələləri krossinqoverin fiziki əsaslarla yaranmasında açar rolunu oynadığı isbat olunur. Profazada homoloji xromosomların arasında konyuqasiya prosesi yaranır və paxinema mərhələsində onlar uzununa boyu bir-birinə yapışıqlı qalırlar. Elektron mikroskopunda profaza mərhələsinin müşahidəsi zamanı, xromosomun sinoptimal kompleksində birləşmə zonası çox sıx olur. Diplonemada homolji xromosomlar bir-birindən aralanırlar və bivalentlər xromosomun bəzi sahələrində birləşmiş vəziyytində qalırlar. Bu cür yapışma nöqtələrində xiazmlər yaranır və ümumi qəbul edilmiş mülahizəyə əsasən bu cür yapışma nöqtələri genetik krossinqoverin yaranmasının əsas göstəricisidir. Beləliklə, krossinqover xromatin mübadiləsinin homoloji xromosomlarda baş verməsindən sonra yaranır.

Diplonemada hər bir xromosom homoloqu uzununa boyu iki xromatidə ayrılır və sitoloji preparatlarada (nar) dört xromatidddən yalnız ikisi bivalentin yaranmasında iştirak edir. Beləliklə, krossinqover homoloq olmayan xromatidlər arasında həqiqi yaranır və oxşar xromosomlar arasında bu tipli mübadilə getmir.

Sitoloji müşahidələr zamanı göstərmək mümükün olur ki, xiazmlar krossinqoverin əmələ gəlməsinin əsas göstəricisidir. Əgər iki homoloji (əkiz) xromosom arasında mübadilə baş versəydi, onda meyozda onun xiazm kimi müşahidə edilən görüntülərini izləmək mümkün olmazdı və bütün hallarda homoloji xromatidlər arasında mübadilənin genetik cəhətcə heç bir effekti olmazdı. Anafazaya qədər, yəni xromosomların yapışmasına qədər, homoloji xromatidlər bir- birinə çox sıx toxunmuş vəziyyətində qalırlar və onlar xiazmın hər iki tərəfində yerləşirlər. O xromatidlər ki, mübadilədə iştirak etmir və qeyri krossinqover tipli nəsili əmələ gətirirsə, onda onlarda bu prosesdə iştirak edən iki komplementar krossinqoverin tipləri olur. O vaxt ki, ixtiyari iki homoloji xromosom arasında bir xiazmdan daha artığı yaranır, onda qruplararası ilişkənlikdə yerdəyişmələrin miqdarı artır.

Lakin göründüyü kimi, krossinqover o zaman müşahidə olunur ki, iki məlum gen arasındakı zonada yerdəyişmə yaransın. Homoloji cütlüklərdəki xiazmların sayında müxtəlif tipə aid hüceyrələrdə çoxda yüksək fərq müşahidə edilmir (məsələn, drozofilin hər bir oositində 0-dan 3-ə qədər xiazm olur).

Sitoloji müşahidə olunan xiazm ilə, genetik krossinqover tezliyi arasında onlara xarakterik olan rabitə mövcuddur. Bivalentdə bir xiazmın olması sonda iki krossoverin və iki krossover olmayan xromatidin əmələ gəlməsinə səbəb olur: başqa sözlə desək, rekombinatların tezliyi xiazm tezliyinin yarsına bərabər olur. İndi isə biz bu prosesin ayrı formada izahını versək- yəni 25 meyotik hüceyrənin hər birində iki genarası sahədə bir xiazm yaranarsa və meyozun sonuna qədər bütün meyotik hüceyrələrdə 100 xromatid əmələ gələrsə, onda meyozdan sonraki hüceyrələrdə olan 100 xromatiddən əllisi qeyri krossover, əllisi isə krossinqover tipli olacaqdır. Beləliklə, 100% xiazm tezliyi olanın, 50%-nin krossinqover tipi olur və bu rəqəm meyozun ən maksimal krossinqover göstəricisidir. Yuxarıda müzakirə etdiyimiz pr-v genlərin ilişikliyində, krossinqover tezliyi 10,7 bərabər olur və bu ədədin alınması üçün xiazm tezliyi mütləq 21,4 vahidə bərabər olmalıdır. Təqribi verilən genetik xəritədə xromosomun uzunluğunu təyin etməklə bir xromosomda yaranan xiazmın sayını 50-yə vurmaqla düzgün nəticəni almaq mümkün olur. İki gen arasında məsafə artdıqca iki xiazmın əmələ gəlmə ehtimalı yüksəlir.

Çoxlu xiazmların yaranma ehtimalının artması bir faktı dəyişdirmir ki, iki gen arasında müşahidə olunan krossinqover tezliyi genlərin arasındakı məsafədən asılı olmur və 50%-dən yuxarı yüksəlmir. Bu hadisənin fiziki əsasları aşağıda göstərəcəyimiz ardıcıllıqla izah olunur.

Fərz edək sağ xiazm (I-sahədə) daima öz vəziyyətini qoruyub saxlayır, lakin sol xiazm (A, B, C, D hərfi ilə işarə etsək) dörd tip mümkün xiazmdan, birincisi ilə eyni anda yaranır. Bütün göstərilən variantlar ikiqat xiazm olub, dörd qeyri-homoloji xromatidlərin mümkün kombinasiyalarından təsadüfü yarana bilir.

Sağdakı xromosom tiplərinin ardıcıllığı meyozun sonundakı vəziyyətini göstərir. Əgər biz müxtəlif tip xromatidləri cəmləsək, onda qeyri-krossoverin, bir krossoverin (I sahədəki çarpazlaşmada) və ikiqat krossoverin bütün tiplərinin hər birində xromatidlərin sayı dördə bərabər olursa, onda krossover yaradan xromatidlərin sayı, qeyri-krossover xromatidlərin sayından üç dəfə çox olur. Bu zaman, ikiqat xromatidlərin mübadiləsində X və Y xromosomunun genləri rekombinasiya

olunmurlar. İkiqat krossoverin tipləri, qeyri-krossoverdən müşahidə zamanı fərqlənmədiyi üçün, krossinqoverin maksimal tezliyi əvvəlki səviyyəsində (50%) qalır. Bir sıra orqanizmlərdə xüsusən heyvan qruplarının yalnız bir hüceyrəsinin sona qədər meyozunu izləmək demək olar ki, qeyri-mümkündür. Ona görə də çoxlu hüceyrələrin meyoz bölünməsindən yaranan bütün hametlərin krossinqover tezliyindən rekombinant tiplərini ayırdıqda daha düzgün nəticənin alınmasına gətirib çıxarır. Göstərilənlərdən fərqli olaraq, Neurospora crassa növünün 4 xromatidi ixtiyari tetradada yalnız bir çantada olması və iki meyoz bölünmə mexanizmində tam öz əksini tapır və krossinqover tezliyinin meyozda yaranmasına dair məlumat əldə edilir. Askosporlar qaydaya görə çantada xüsusi yerlərdə cəmləşdiyi üçün onların genotipləri haqqında geniş məlumatları (krossinqover) asanlıqla əldə etmək mümkün olur.

Bunun da əsas səbəbi homoloji sentromerlərin, elə meyozun ilk bölünməsindən sonra bir-birindən ayrılmasıdır və bu anda ixtiyari lokuslar ilə sentromer arasındakı məsafəni hesablamaq mümkün olur (çantaların sayına görə).

Çantanın (say nisbətinə görə) birinci bölünmədə alleli olan lokusların ayrılmasını, ikinci bölünmədəki isə çantaların say nisbətinə görə hesablamaqla lazımi nəticəni almaq mümkün olur. Biz krossinqoveri meyoz bölünməyə xarakterik mexanizm olmasını öyrənməklə yanaşı, somatik krossinqoverin yaranmasının (melenoqaster) tədqiqatçılar müşahidə etmişlər. Bu prosesin gedişində (ləkə) XX xromosomlarından birinin eliminasiyası zamanı, yabanı tipin geninin itirilməsinə gətirib çıxarır. Sonralar müəyyən edildi ki, mozaykalığın X xromosomun elminasiyası ilə əlaqəsi olmayıb, somatik krossinqover adi mitotik bölünmədə xromosomların qütblərə paylanmamasından yaranır və təcrübənin aparılmasında “y” və “sn” genlərindən istifadə olunur. “y” və sn heteroziqot kişi genotiplərini asanlıqla tanımaq mümkün olur. Adi təcrübədə heteroziqot kişi hameti ilə y^{+}/+sn mozaykalıqda ikiqat ləkə (eyni ölçülü) formasında müşahidə olunur. Ondan da daha az isə “sn” fenotipi müşahidə olunur. Əgər biz fərz etsək ki, ikiqat ləkə somatik konyuqasiyadan sonra krossinqoveri yaradır (dörd tipli xromatiddə), onda bu, sn sahəsi ilə qonşu sentromerə yaxın sahədə də yaranır. Bu da faktdır ki, iki və daha çox ləkənin yaranmasının əsas səbəbi krossinqoverin heteroxromatin ilə sentromer qarışığının, həmçinin sentromer ilə sn geni arasında krossinqoverin çox böyük tezliklə yaranması xassəsinin olmasıdır.

Tək ləkəlilərə az təsadüf edilməsinin əsas səbəbi isə xəritədə “y” ilə ”sn” arasında məsafənin qısa olmasıdır (21 vahid). Ləkənin ölçülərinin böyüklüyü və kiçikliyi krossinqoverin fərdin hansı inkişaf mərhələsində olmasından asılı olur və iri ləkəlilik onlarda adətən krossinqover fərdin inkişafının ilkin mərhələsində olanlarda yaranır. Somatik krossinqoverin digərlərinə nisbətən drozofildə yüksək olması II və III və X xromosomlarda heteroxromatinin sinapsis keyfiyyətinin, hətta somatik hüceyrələrdə də qorumaq xüsusiyyətinin olmasıdır. Krossinqover tezliyinin və lokalizasiya tiplərinin yaranması, xromosomda hetroxromatinin sayından və paylanmasından asılı olur. Bununla yanaşı bu prosesdə xüsusi gen qrupunun olub-olmaması önəm daşıyır. Bu genlərin göstərilən mexanizmə təsiri anlaşılmaz qalır. Somatik krossinqoverə drozofildən başqa, göbələklərdə hətta bitkilərin somatik hüceyrələrində də təsadüf edilir.

Məsələn, Aspekqilus nidulandsın mitselləri adi hallarda haploiddirlər, bəzən onlar birləşərək diploid nüvəni yaradırlar. Birləşən nüvələrin müxtəlif genotiplərini, diploid nüvə, təbii olaraq heteroziqotun gen strukturuna qəbul edir. Məhz bu tipli nüvələrin bölünmələri zamanı krossinqover yaranır. Onun özü-özlüyündə ümumi diploid nüvədəki genetik tərkibi, əvvəlkindən fərqlənmir. Lakin bəzi hallarda bu nüvələr növbəti mitotik bölünmədə genlərin ayrılması baş verir. Sözsüz ki, somatik krossinqoverin tezliyi çox azdır. Lakin o, dəyişkənlik mənbəyi olaraq qalır. Diploid nüvə, bəzi hallarda haploid nüvəyə çevrilir və bu proses nəticəsində xromosomların ardıcıl itirilməsi sürətlənir və əvvəlki genlərə nisbətən qruplaşan genlərin rekombinativ dəyişməsi baş verir. Aydındır ki, təbiətdə somatik krossenqoverə az təsadüf edilir. Lakin o dəyişkənliyin mənbəyi olaraq bir sıra aşağı pillədə duranlarda işlək mexanizm olaraq qalır. Biz yuxarıda qeyd etmişik ki, xiazmin yaranmasının ilk görüntülərinə diplonemada təsadüf edilir və bu mexanizm ilə homoloji xromosomlardan birinin informasiyası digərinə keçir. Qeyri-homoloji xromatidlər arasında mübadilə zamanı genləri bir-birinə xiazmin distal sahəsində ötürür və bu cür gen mübadiləsi onun bütün dayaqlarını əhatə edir.

Valideynin nəsillərində qadın hametlərinin çarpazlaşmasından normal xromosom sayı olan fərdlər yaranır. Onların X xromosomu mutant gen (qırmızı rəngli göz) (car) və normal allel $+^{B}$ geni Bar ilə maskalanır və gözün yığılması bu gen ilə idarə olunur. Valideyn nəslinin kişi hameti iki xətt arasında çarpazlaşmadan yaranır və onların birində Y xromosomunun böyük hissəsi X xromosomuna bərkidilmiş vəziyyətində olur (translokasiya). Bu dəyişkənlikdə X xromosomu normal allel genləri olan Car və B ($+^{CAR}$ və $+^{n}$) daşıyıcısı olur. Digər xəttin X xromosomunda da qırıntılar yaranır və nəticədə bu fraqmentlər sentromer ilə birlikdə müşahidə olunur (Gen, CAR və B daşıyıcıları) və onlar sonda IV xromosoma qoşulurlar. Hər iki xəttin həyatiliyi yüksək olub, aralarında baş verən

çarpazlaşmadan onlar heteroziqot olan kişi cinsini əmələ gətirirlər. Bununla yanaşı, onların iki xromosomu morfoloji cəhətcə bir-birindən və normal X xromosomdan fərqlənirlər və bu əlamətlər F_1 –də atada üzə çıxır. Heteroziqot ata (P_1) krossover və qeyri-krossover tipli yumurtacığı əmələ gətirir. Mayalanmada spermatozoidin nüvəsində X xromosomu olan Car və t^B –nin bir-birinə qarışmasından F_1 –də dörd qadın tipi yaranır (kişi tipi sayılmır F_1). İki qeyri-krossover fenotipik cəhətcə birinin görüntüləri Car-Bar-a, digəri isə yabanı tipə bənzəyir.

Mutantın üzə çıxan fenotipinin sitoloji tədqiqatında X xromosomunun iki fraqmenti üzə çıxmalı idi: birinci tipin X xromosomu Y xromosomunun daşıyıcısı olub, onların hər ikisinin atadan keçən normal X xromosomu olur. Krossoverin iki tipində birincinin hamar gözünün sahəsi ilə, qırmızı gözü olanlar ikincisi isə hamar gözlü rəngli olanlardır. Birinci tipin iki normal X xromosomuna, ikincinin isə normal X xromosomuna və onun iki fraqmentinə təsadüf edilir və onlardan birinin sahəsində Y-in hissəciyi ona yapışmış vəziyyətində qalır. 364 krossover və qeyri-krossover kişi cinsi olan F_1–in sitoloji göstəriciləri ilə genetik göstəriciləri üst-üstə düşür. O da maraqlıdır ki, sitoloji müşahidələr zamanı üzə çıxan xiazmlər, krossinqoverin yaranması ilə sıx əlaqəlidir.

Liliya bitkisinin meyozunun öyrənilməsi nəticəsində müəyyən edilmişdir ki, xiazm ilə xromatinin mübadilə nisbəti 1:1-dir. Bununla yanaşı, bəzi canlılarda sinaptenemal kompleks yox dərəcəsindədir. Meyozda krossinqover xromosomun ixtiyari zonasındakı dörd bivalentli xromatiddən yalnız ikisinin arasında mübadilədən sonra baş verir (qeyri-homoloji). Hər bir xiazmin 50 vahidi, genetik krossinqoverə uyğun gəlir. Hər bir bivalentdə orta hesabla iki xiazm yaranırsa, onda x xəritədə 100 vahidə bərabər olur (iki xiazmin cəmi 50+50).

Xiazmin tezliyinə görə, genlər arasındakı məsafə təqribən təyin edilir. Hər 10 xromosomdan birirnin krossover uzunluğu az olur (xiazm tezliyindən yaranan ölçüləri). Bununla yanaşı, ümumi gözlənilənlərə görə, krossoverin uzunluğu 1350 vahidə bərabər olduğu güman edilir.

Belə nəticəyə gəlmək olur ki, krossenqover resiprok proses olub, meyozun dörd ipli xromatid mərhələsində, qeyri-homoloji iplərarası mübadilədən yaranır. Krossinqover onunla qonşu sahədə yaranandan müəyyən məsafədə olur: başqa sözlə desək limit vahidində xəritədə ikiqat krossenqover yaranmır. Bəzi aşağı pillədə duranların rekombinativ sisteminin öyrənilməsindən sonra, alilərdə yaranan rekombinasiya ilə aşağı pillədə duranlar arasında müəyyən oxşarlığın olması üzə çıxır. Lakin mikroorqanizmlərdən alınan nəticələr, bizim krossinqoverə dair nəticələrimiz (onun yaranmasına), xromosomda genlərin lokalizə olunmasına və resiprok krossover sahələrinin üzə çıxmasına aydınlıq gətirir.

Bizim verdiyimiz ardıcıllıqda çarpazlaşma toplumunun yaranması mexanizmində çox sıx ilişikli lokuslarda böyük faizli rekombinasiyanın məsafədən asılı olanlardan daha yüksək olmasının təqribi mexanizmini verməklə belə düşünürük ki, iplərin müəyyən sahələrində effektiv yapışma nöqtələri mövcuddur və bu sahələrdə krossinqover asanlıqla yaranır. Tək ədədli çarpazlaşmada rekombinasiya yaranır, cütlərdən isə rekombinasiya yaranmır. Gen markerləri hər iki tərəfdə toplanan kəsişmələrdə və tək kəsişmələrdə rekombinasiya olunurlar.

Adi yol ilə yaranan krossinqover xromatidlərdə normal parçalanma verir (A). Krossinqoverin "B" sırasında olduğu kimi baş verdikdə lokus y^+, $3y^+$: 1y nisbətində qeyri-resiprok məhsulu əmələ gətirir və bizim verdiymiz və göstərdiyimiz tərtibdə krossenqoverin yaranma mexanizmi anlaşılmaz qalır.

Birinci halda kəsişmələrin çox sıx ilişikli qruplarındakı lokus toplumları daxilində çox yüksək mənfi interferensiyanın olması, ikincidə isə qeyri-resiprok krossinqoverin qeyri-resiprok mexanizm ilə yaranmasıdır. Kəsişmələrdə sıx ilişikli gen qruplarının lokuslarda toplanması (lokuslararası, 1-dən aşağı vahiddə olanlarda) bir sıra orqanizmlərdə müşahidə edilir. Əgər bu cür sıx ilişikli lokusları hər iki tərəfdən genləri işarələsək, onda sonuncudakı da krossenqoverin əmələ gəlməsinə cəzb olunur. Beləliklə, yeni krossinqover birincinin yaranması istiqamətində baş verir. Lakin fəzada onun görünüşü birncidən fərqlənir.

Krossinqoverin xromatid iplərində yaranma nöqtələrini o zaman təyin etmək mümkün olur ki, sitoloji xəritədə genlərin tokolizasiya (toplanma) yeri müəyyən edilmiş olsun. Sitoloji və genetik xəritədə genlərin düzülüşü üst-üstə düşməsinə baxmayaraq, onların arasındakı məsafə çox zaman eyni ölçüdə olmur.

Genlərin xətti düzülüşü olan hər iki ipdə (xəritədə eyni ip) genlərarası məsafə müxtəlif olur. Onun çiyni heteroxromatik hissəsinin uzunluğunun dörddə birini təşkil edir və qalan sahələrdə krossinqover tezliyi aşağı enir. İxtiyari gen, məsələn, P_R geni və digərləri hetro və euxromatin zonanın sərhədinə yaxın olanlar, xəritədə entro zonasında bir-birinə sıx yaxınlığı ilə seçilirlər. Bu mexanizmin dəqiqliyinin müəyyən edilməsinin əasa dayağı (alilərdə) sentromerdir və o, krossinqover tezliyinə bilavsitə təsir edə bilir. Çoxlu faktlar bunu deməyə əsas verir ki, xromosomun müxtəlif sahələri arasında fiziki məsafə vahidinə görə, krossinqover tezliyi fərqli olur.

Verilən ardıcıllıqdakı nəticəni almaq üçün, bir toplumdakı kəsişmələrin sayı üçə qədər olur. Lakin

kəsişmələr bizə məlum olmayan mexanizmlərlə yaranır və çox böyük mənfi interferensiyanı əmələ gətirirlər. Qeyri-resiprok (qeyri-bərabər) krossinqover o orqanizmlərdə yaranır ki, onların yalnız birinin hüceyrəsində meyozun bütün mərhələlərinin gedişi müşahidə edilmiş olsun. Əgər biz sxemdə göstərilən kombinasiyadakı genlərdən istifadə etsək, onda x və y arasında krossenqoverdən x^+y^+, xy və xy^+, x^+y qeyri-rekombinantlar əmələ gəlir. Lakin Neurosporanın bəzi çantalarında aşağıda qeyd olunan tetradanın tipləri yaranır.

Ax^+yB; $Ax^+y^+B^1$; A^1xy^+B; $A^1xy^+B^1$ y lokusu isə $3y^+$; 1y nisbətində parçalanma verir. Lakin biz bu parçalanmada 2:2 gözlənilən nəticəni almalı idik. Buna baxmayaraq, A və B arası az ilişikli və çox ilişikli genlər X-in lokusunda normal parçalanmanın yaranmasına gətirib çıxarır. Bu hadisənin izahı sxemdə göstərilən kimi ola bilər, lakin xromosomun tam strukturuna aid biliyimizin azlığı və genlərin krossinqoverdə davranışı, bizim verdiyimiz bir sıra izahları kölgə altına salır (xüsusən də qeyri-retsiprok krossinqoverin yaranmasının izahını verdikdə).

Məsələn, II xromosomun (drozofil) sol çiyini xəritənin 55 vahidini tutur. Purpur rəngə nəzarət edən gen (PR), genetik xəritədə krossinqover ilə sentromer arasında 0,4 vahiddə yerləşir. Əgər genlərin xromosomda fiziki məsafəsinə görə mülahizə yürütsək, onda "o", xromosomun çiyninin dörddə bir hissəsindəki məsafədə yerləşir. Bədənin qara rənginə nəzarət edən gen (b) sentromerdən 6,4 vahid məsafədə yerləşir. Buradan da göründüyü kimi, krossinqover tezliyi çiyninin mərkəzinə doğru yaxınladıqca yüksəlir, çiynin distal yarısında artaraq 48,2 vahidə çatır və bu cəm isə xəritənin təqribən 85%-nə bərabər olur. Bu cür qanunauyğun mexanizmin işləmə prinsipi anlaşılmaz qalır. Bununla yanaşı ağız suyu vəzinin sitoloji xəritəsini tərtib etmək olur, lakin xəritədə bir sıra çatışmazlıqlar yaranır, o da heteroxromatinə yaxın olan xromosomun sentramerası ilədir. Bunun əksinə olaraq, differensasiya olunmuş diskodal strukturu olan euxromatinin sahəsindəki genləri ayrı-ayrı lokuslarda yerləşməsinə görə, onların xəritəsini tərtib etmək olar, bununla yanaşı krossenqoverin dar lokal sahədəki yaranan genlərin tezliyini də müəyyənləşdirmək olur. Lakin bu tezliyi differensasiya olunmamış somatik xromosomda müəyyənləşdirmək qeyri-mümkündür.

Ağız suyu vəzinin xromosomunun sitoloji xəritəsini tərtib etmək mümkün olur, lakin burada çatışmayan cəhət ondan ibarətdir ki, hetroxromatin sahənin genlərinin xromosomda yerləşməsinə dair faktların üzə çıxarmağın mümkün olmamasıdır. Bu izah xüsusən üç xromosomun sentromerinə yaxın olan genlərə aiddir. Bunun əksinə olaraq, differensə olunmuş euxromatinin diskodal strukturunun görüntüləri, ayrı-ayrı lokuslardakı genlərin xəritələşdirilməsinə imkan verir və krossinqover tezliyi yaranan dar lokal zonaların müxtəlifliyi müəyyən edilir və bu prosesi differensasiya olunmamış somatik xromosomlarda izlənilməsini qeyri-mümkün edir. Bu cür lokal xarakterli krossinqover tezliyinin olmasını, sitoloji və genetik y və "fa" arasında məsafəni X^R xromosomunun sol qurtaracağında sübut etmək mümkün olur. Vst^2-fa intervalına xarakterik olan nisbi yüksək effektli, krossinqover tezliyi mövcuddur. ω- rst^2fa sahəsində 4 ilə 5 ədəd disk olur və onlar öz sahələrində eyni yüksək krossinqover tezliyinə (effektliyinə) malikdirlər (1,5%). 75-80 diski olanlar da bu cür effektə malikdirlər. Bir sıra tədqiqata cəlb olunan orqanizmlərin sentromerlərinin qarışıq sahəsində krossinqoverin yaranmasına nadir hallarda təsadüf edilir. Bunu sübuta yetirmək üçün III və IV xromosomun arasında yaranan translokasiyanın üzə çıxarmaq lazım gəlir və bu metod sitoloji analizdə istifadə edilir. Translokasiyanın üzə çıxmasında o fərdlərdən istifadə edilir ki, translokasiyaya görə onlar homoziqot olsunlar.

Müşahidə edilən translokasiya zamanı ru-dan st-yə qədər olan genlər, olduqları vəziyyətlərini, xromosomdakı nisbi vəziyyətləri ilə əvəz etmirlər, yerdə qalan genlər isə, xüsusi olaraq CU vəziyyətində yerdəyişmə edirlər (xüsusən sentromerə yaxın sahədə). Bunun nəticəsində genlər arası interval da yerdəyişməyə məruz qalır. ru-dan st-yə qədər ardıcıl intervalda bu tezlik ümumi götürdükdə dəyişmir. Genin vəziyyətinin sentromerə görə (IV xromosoma görə dəyişməsi) krossinqover tezliyinin cu-sr və $sr\text{-}e^s$ intervalında azalmasına gətirib çıxarır. e^s-in sahəsində yaranan translokasiyadan sonra, xromosom çiyninin sonunda krossinqover tezliyinin cüzi dəyişməsinə gətirib çıxarır. Buradan da göründüyü kimi, sentromerə yaxın sahələrdə krossinqover tezliyi dəyişə bilir (genetik xəritədə qrup halında toplanan genlər). II və III xromosomların X xromosom ilə sıx fiziki yaxınlığını tam əks etdirmir və həmin sahədə onlar arasında krossinqoverə nisbətən az təsadüf edilir. Bu mərhələdə krossinqover tezliyinin azalmasnıı ya sentromerin xassəsi ilə, ya da sentromerə yaxın heteroxromatin zonada krossinqoverin yaranmasının onların kompakt olması ilə əlaqələndirilməsi daha düzgün olardı. Bununla yanaşı bizə məlum olmayan faktlar da mövcuddur ki, dar sahədə sinapsis zamanı pozuntular yarana bilir. Krossinqover tezliyinə 1 hüceyrə daxili müxtəlif faktorlar, xüsusən genotip, cins, yaş, temperatur və s. hiss olunacaq təsirlər rekombinasiyanın faiz dərəcəsinə təsir edə bilir. Adi şəraitdə bəzi orqanizmlərdə krossinqover yaranmır.

Buraya barama qurdunu da (Bombyx mori) aid etmək olur. Əgər nadir hallarda olsa da krossinqover hər iki cinsdə daima yaranırsa, onda (kişi və qadın qametləri) krossinqover tezliyi ya eyni (noxud), ya

da yüksək olur (insan, siçan, siçovul, göyərçin (cames)).

Bizdə olan məlumata görə, tam krossinqoverin olmaması, yaxud aşağı tezlikdə olmasını, hetrohamet cinslərdə daha yaxşı özünü biruzə verir. Meyozun variasiyası bəzi fərdlərdəki digər əlamətlər kimi irsi əlamət olaraq qalır (ixtiyari morfoloji və bioloji əlamətlər kimi). Sitoloji tədqiqat zamanı bəzi orqanizmlərdə çoxlu miqdarda mutant genlər meyozun müxtəlif mərhələlərində üzə çıxarılır və bu axının dəyişməsi krossinqover tezliyinin yaranmasına təsiri yüksək olur. Məsələn, III xromosomun C3G geni krossinqoverin yaranmasını boğur (asinaptik gen). Bunu, narın bir sıra formalarında müşahidə etmək olur.

Krossinqoverin yaranma mexanizminin səbəblərinin indiyə qədər izahı dərkedilməz və anlaşılmaz qalır: bununla yanaşı bu sxemin bir sıra bizə məlum olmayan proseslərin detallarının öyrənilməsinə başlanılmışdır:

1. Ali orqanizmlərdə krossinqoverin yaranmasında 4 xromatiddən bivalentdə ikisi iştirak edir və bu zaman çox dəqiq bloklararası resiprok xromatinlərin mübadiləsi baş verir və bu mübadilə xromatidlərin sintezindən sonra yaranır (nə öncə, nə də yaranma zamanı). Xromatidlərin əmələ gəlməsi, DNT-nin sintezi ilə əlaqədar olub, replikasiyadan sonrakı çox mürəkkəb prosesdir. Krossinqover, paxinemada, ya da onun son fazasında üzə çıxır, diplonema fazasındakı xiazmlər krossinqoverin yaranmasının son sitoloji görüntüləridir. Bunun ayrı formada izahını verə bilmədiyimiz üçün bivalentlər, leptonemadan sonrakı mərhələdə, xiazma isə qeyri-homoloji xromatidlər arasında olan mübadilədən yaranır. Beləliklə, krossinqover o zaman yaranır ki, hər bir bivalentin mikroskopda görüntüsü müşahidə edilsin və onlar sıxlaşmış halını alsın.

2. Krossinqover yüksək dəqiqliklə yaranan mexanizm olub, qeyri-homoloji xromatidlər arasında mübadilədən sonra üzə çıxır.

3. İki və daha çox kəsişmə nöqtəsinin bivalentdə olması iki, üç, dörd xromatid arası mübadilənin yaranması onları bir-birinə yaxınlaşdırır. Müsbət və mənfi interferensiyalar nadir hallarda yaranır, lakin digər tezliklərdə iki, iki xromatidli mübadilə zamanı onlar ya azala, ya da arta bilir. Qeyri-homolji cütlərin bivalentlərin sahəsindəki hər bir cütlükdən kəsişmənin əmələ gəlməsi üçün, onlar bərabər imkanlara malik olurlar. DNT yarım konservativ mexanizmlə replikasiya olunduğu üçün onun nə əski, nə də yeni xromatidləri olur və bütün xromatidlər yaşına görə onları yaradan DNT ilə eynidir və krossinqover mexanizmində onlar özlərini eyni aparırlar.

4. Müsbət interferensiya xromatid ipinin müəyyən məsafəsində (bir-bir arasında) krossinqoverin yaranmasının qarşısını alır (kəsişmələrin toplanmasına tez-tez rast gəlinir).

5. Krossinqoverin tezliyinə bir sıra xarici və daxili faktorlar təsir edə bilir, bu cür faktorları genotip, yaş, cins, genlərin ip boyu yerləşməsi, temperatur və s. amillər daxildir. Bir sıra alimlər, xüsusən Stern təsdiq edir ki, krossinqover xromatidlər arasında yaranan fiziki mübadilədir. Yoyal izotopla işarələnmə metodu ilə müəyyən etmişdir ki, genlərin rekombinasiyası DNT-nin qırılması və birləməsi zamanı yaranır. Aydındır ki, ali orqanizmlərdə mübadilə vahidi iki spirallı DNT ipindədir. Birləşmənin və qırılmanın dəqiqliyi bunu deməyə əsas verir ki, krossinqover yalnız fiziki proses olmayıb, mübadilə əmələ gətirən elementlər arasında ciddi nəzarətdə olan reaksiyaların bir formasıdır. Belə bir fərziyyə hökm sürür ki, hansısa krossinqoveri yaradan xüsusi fermentlər mövcuddur ki, onlar (NT-aza) bu prosesin yaranmasında önəmli rol oynayır. Lakin hələlik bu cür ferment aşkar edilməmişdir.

Yuxarıda biz qeyd etmişik ki, xromatinin heç də bütün mübadilələri resiprok olmur. Qeyri-resiprok rekombinasiya bir sıra göbələklərin xromosomunda müşahidə olunur və onların genləri norma nisbətdə krossinqover yarada bilir. Yəqin ki, bu cür əyintilər DNT-nin sintezi ilə əlaqədar olub, replikasiyadan sonrakı proseslər ilə hər hansı əlaqəsi olmur. Krossinqover mexanizminin yaranmasına aid çoxlu miqdarda fərziyyələr irəli sürülmüşdür, lakin onların heç birinin təsdiq olunmamasına baxmayaraq, əksinə də getmək qeyri-mümkün olmur. Tədqiqatçılar krossinqoverin bütün yaranma proseslərinin gedişini əsas götürmək dəqiqliklə müəyyənləşdirməklə, onun detallarının öyrənilməsindən nədənsə yan keçirlər. Bunun da əsas səbəbi, bizim xromosomun strukturu və onun davranışının yaranmasına dair biliyimizin az olmasıdır. Burada verdiyimiz izahların heç də hamısı bu prosesin düzgün olmasını tam əks etdirmir. Sadəcə olaraq bu izah digər faktlarla ziddiyyət yaratmır. Bundan başqa bu izahda xromatidlərin qırılmasının, birləşməsinin izahına ehtiyac duyulmur (mexaniki qırılma və birləşmə. Torizon nəzəriyyəsi). UL-un izahında interfazanın "S" mərhələsinə qədər, həm meyozda, həm də mitozda xromosom iki spirallı DNT seqmentindən ibarət olub, ardıcıl birləşdirici sistemlə xüsusi struktur yaradırlar.

Biz burada UL-n krossinqoverin yaranmasına dair tərtib etdiyi ardıcıllığı izahının veririk. UL belə nəticəyə gəlir ki, meyozda və mitozda interfazanın S mərhələsindəki xromosomun seqmenti iki spirallı DNT-dən ibarətdir və o ardıcıl bizə məlum olmayan elementlə birləşir. Bu zaman DNT-nin bir, iki spiralının sayı daha çox olub, onların hər birinin birləşdirici elementindən vahid sistem yaranır. Bu birləşdirici element təbiətinə görə spesifiklikdən

məhrum olub, digər elementlərin genetik kodları (DNT) ilə (istənilən) əlaqə yaradır. Həqiqətdə isə bizim fikrimizə görə, genetik kodun vergülü olmur və bu cür izahda yalnız çox iri genotipin vahidindən söhbət gedə bilər. DNT-nin iki spiralı sintezdən öncə polinukleoid vahidi sistemi kimi iki zəncirə ayrılır və birləşdirici element müxtəlif kombinasiyalarda ya bir, ya da digər zəncirdə qalır. Bunun nəticəsində DNT-nin fraqmentləri yaranır və onların tərkibi polinukleotid vahidindən ibarət olur və xromosom öz tamlığını qoruyub saxlayır və fraqmentləşmir. Ona görə ki, bağlayıcı bu element ayrı-ayrı DNT zəncirləri arasında təsadüfi paylanır. Bizim fikrimizə görə, DNT ilə əlaqəli olan histonlar və qalıq zülallar xromosomun xətti vahidliyini qoruyub saxlaya bilir. Bundan sonra sinapsis baş verir və çatışmayan bağlayıcı element yenidən DNT-nin molekulyar vahidliyi xromosomun uzununa boyu bərpa edir. Bağlayıcı ilə xromatin arasında mübadilə ona görə baş verir ki, bağlayıcı, DNT-nin qalan seqmentini özünə birləşdirə bilsin, sinapsis nəticəsində xromatinlə mübadilə ola bilsin ki, sistem pozulmasın. Faktiki olaraq UL-un fərziyyəsi Belliqin klassik modelinə bənzəyir. Lakin UL-un fərziyyəsi əsaslı şəkildə DNT-nin yarımkonservativ replikasiya mexanizminə əsaslanır. Belliqin modeli isə DNT-nin konservativ replikasiya sisteminə əsaslanır və sonralar bu hipoteza öz əhəmiyyətini itirdi. UL-un fərziyyəsində sinapsis zamanı xromosomlar kompakt olurlar, ona görə ki, onun uzununa boyu səthindəki nöqtələrin sayı azalır. Həmin nöqtələrə homoloqların yapışmasından sonra xromatinlərin mübadiləsi üçün şərait yaranır. Xromosomların qısalmış sahələrində çoxlu sayda krossinqoverin yaranması müşahidə edilmir və bu zaman müsbət interferensiyanın təsiri başlayır. Nəticədə oqologen DNT-si krossinqoverə yaxın olan sahəyə toplanır və sonda mənfi interferensiyanın effektliyi yüksək həddə çatır.

Bununla yanaşı, DNT-nin fraqmentləşməsi sonda onların bir-birindən aralanmasına gətirib çıxarır. Lakin bağlayıcı elementin onları saxlaması nəticəsində xromosomun müxtəlif sahələrində DNT-nin sintezinə eyni anda imkan yaranır və bu mexanizm təcrübədə sübut olunmuşdur. Lakin bu cür fraqmentləşmə öz-özlüyündə DNT molekulunun fasiləsizliyinə ehtiyac duymur və sübut olunur ki, DNT molekulu xromosomun uzununa boyu fasiləsizdir. Məsələn, Vaytxauzun fərziyyəsində homoloji xromosomlar arası genlərin rekombinasiyasının krossinqoverlə asılılıq modelində, hibrid DNT-nin yaranmasına ehtiyac duyulmur. Bu hipotezada DNT molekulunun xromosomunun uzununa boyu fiksə olunmuş sahələrində fasiləliyi hökm sürür. Bu cür fasilələik xromosomun uzununa boyu ciddi fiksə olunmuş qeyri-homoloji xromatinlərin oxşar zonaları arasında da yaranır (sintezin başlanğıc mərhələsi).

Vaytxayuzun hipotezasında dörd xromatiddən iki xromatinin bir iki spirallı DNT-si verilir. Rekombinasiya fərziyyəsi ziqonema mərhələsində yaranır, yəni DNT-nin sintezinin əsas mərhələsi ön plana çəkilir. Lakin müəllifə görə, DNT-dən öz həcmində sintezini davam etdirməsi tələb olunur, ona görə ki hibrid DNT-sinin sahəsi yaransın: bu cür sintez prosesi "köhnə" DNT-nin dağılması ilə paralel gedir. Bu mexanizmdə meyozun ziqonema və paxinema fazasında H^3 Timidinin bu fazalardan birində qoşulmasıdır – yəni konyuqasiya olunan xromosomla zaman müddəti üst-üstə düşür.

Bu fərziyyədə müəllif həmçinin sıx lokus qrupları həddində atipik parçalanmanın mənşəyinin izahını verdiyi halda, bu qrupdan kənarda qalan gen markerləri adi yol ilə parçalanmaya məruz qalırlar. Bu fərziyyə profazada reparativ fermentlərin sintezinə uyğun gəlir. Bu fermentlərin varlığı rentgen və ultra-bənövşəyi şüaların təsirindən xromosom strukturunun bərpasında bu fermentlərin bilavasitə iştirakı sübuta yetirilir. Bu ardıcıllığın alilərə tətbiqi sual altında qalır, ona görə ki, rekombinasiya zamanı hər bir xromatid eninə yalnız iki spirallı DNT-dən ibarət olur. Lakin əvvəlki göstərilən faktlara əsaslanaraq bu mülahizələrin kortəbii verilməsi bizdə şübhə doğurur. İlk növbədə çoxipli xromosomda bu tipli rekombinasiyalar nəticəsində kifayət qədər postmeyotik parçalanmaların yaranmasına gətirib çıxarmış olardı. İkincisi və ən maraqlısı isə bu tipli spesifik parçalanmaların bəzi göbələkkimilərdə baş verməsidir. Lakin ali orqanizmlərdə bu tipli mexanizmə təsadüf edilmir. Yuxarıda göstərilənlərdən belə nəticə çıxarmaq olur ki, krossinqover hansı mexanizmlə əmələ gəlməsindən asılı olmayaraq, iki məsələ orqanizmlərdə öz həllini edir:

1. Homoloqlar arası xromatinlərin mübadiləsi təmin olunur.
2. Bu tipli mübadilə mexanizminin olması nəticəsində qonşu homoloji cütlüklərin birləşməsinə metafazanın sonuna qədər imkan yaranır və nəticədə anafazada xromosomların əks qütblərə paylanmasına yardımcı olur.

Bir sıra tədqiqatçılar mexanizmləri zamandan asılı olaraq iki hissəyə ayırırlar: başqa sözlə desək konyuqasiya prosesində xromatinlərarası mübadilədə xromosomların əks qütblərə paylanması prosesində onların mütləq identik olması ehtiyac duyulmur və mütləq tərzdə sonuncu ilə eyni vaxtda paylanma baş verir. Bu təcrübəni aparan müəllifin ixtiyarında (Qrell) genetik və xromosomun əlamətlərinə görə materialı olduğu üçün o, krossinqqoverin eyni anda yaranıb yaranmaması prosesini təyin etməklə yanaşı, hər bir xromosomun

qütblərə necə paylanmasını təcrübədə müəyyən etmişdir. Təcrübələr zamanı o müəyyən etmişdir ki, krossinqoverin Y xromosomda üzə çıxması və qütblərə paylanması təsadüfi xarakter daşıyır (48-65; 53: 53), ikinci təcrübədə isə krossinqover yaranmadıqda II xromosom nisbətən başqa cür hərəkətə malik olur (387: 109; 734: 153).

Y xromosomunun yoxluğu krossinqover tezliyinin yaranmasına hər hansı təsiri olmur. Bunu, müəllifin özü aşağıdakı kimi xarakterizə edir: homoloqlar arasında ilk mübadilə konyuqasiyasından, effektli krossinqover yarandıqda, onda bu homoloqlar anafaza mərhələsinə qədər bir yerdə qalırlar. Yox əgər krossinqover yaranmırsa, onda yapışıqlı homoloqlar bir-birindən ayrılaraqq ixtiyari sərbəst xromosomla konyuqasiya oluna bilirlər (həm homoloji, həm də qeyri-homoloji).

Yəqinki, Y xromosomu krossinqoverin yaranmasına hər hansı təsiri olmur və buradan da göründüyü kimi, II xromosomla konyuqasiyaya girmir (kəsişmənin yaranması zamanı, o xromosom tezliyini interferensiya nəticəsində azalda bilir). Yox əgər krossinqover II xromosomda sərbəstdirsə, onlar müxtəlif qütblərə və təsadüfi paylanmırsa (konyuqasiya olundular, anafazada ayrıldılar), onda bu cür konyuqasiya istiqaməti olub, mübadilədən sonra yaranır.

Digər tədqiqatçılar isə bunu ayrı istiqamətdə olan interferensiya adlandırırlar (Novitski). Ona görə də son mitotik bölünmədən sonra xromosomlar meyoz bölünmələrə qədəm qoyurlar, anafazada ayrılanların hamısının sentrameraları bir-birinə yaxınlaşır və xromosomların qısalmasından sonra qeyri-homoloji konyuqasiya hetroxromatinin sahəsində yaranır. Bu tipli konyuqasiya homoloji konyuqasiyadan intensivliyinə və uzun müddətliyinə görə fərqlənir və onlar o vaxta qədər bir yerdə qalırlar ki, sinapsis prosesi onları ümumi kütlədən ayırmasın və xromosomların homoloqları bir-birinə yapışmış qalsınlar, onların cütlükdə qeyri-homoloqlar ilə metafazanın sonuna qədər bir yerdə olsunlar. İki fərziyyənin spekulyativ izahını verməklə çətin izah olunan faktlar ikinci plana ona görə keçir ki, bizim meyoz haqqında biliyimizin az olması bizə icazə vermir ki, verilən iki fərziyyədən hansını seçək. Bizim meyoz prosesinin ətraflı verməyimizin əsas səbəbi, nəsildən-nəslə genetik əlamətlərin ötürülməsinə dair müəyyən anlayışa malik olmağımızdır. Populyasiyalarda və məhdud həyat səviyyəsi olanlarda meyozda hametlərin və sporların qeyri-cinsi artımı xüsusi sistem olub, nəsillərə keçiddə körpü yarada bilirlər (ölümsüzlük). Beləliklə, genetik fasiləsizliklə orqanizmlərin inkişafı təmin olunur, xromosomların təsadüfi paylanması baş verir, populyasiyalarda mutasiya olmasa belə orqanizmlər dəyişkənliyə məruz qalır. Dəyişkənliyin diapozonu meyozdan başqa sonda digər mexanizmlərlə çoxalan bitkilər müxtəlif genetik konstitusiyanın dəyişməklə fərdiliyini açıq sistemdə qoruyur və sonrakı nəsillərə müxtəlif mexnizmlərlə əlamətləri ötürə bilirlər.

Somatik hüceyrələrin bölünməsinin genetik informasiyası ciddi surətdə verilən gen materialında qorunub saxlanılır. Burada yalnız genetik dəyişmənin mitoz prosesi ilə əlaqələndirmək düzgün olmazdı. Lakin onların variasiyalarının mşahidə edilənləri təsadüfi olub, tezliyi çox azdır. Çoxhüceyrəli orqanizmlərin boy və inkişafında yalnız eyni genotipi olan hüceyrələri yarada bilməsidir. Əlbətdəki, xüsusi funksiyalı hüceyrələr spesifik quruluşa və funksiyaya malik olurlar, lakin onlar daima mitoz və meyoz mexanizmi ilə yaranırlar. Onların differensasiyası yəqinki genlərin işə düşməsi və sönməsi funksiyasına malik olması ilə xarakterizə oluna bilər. Mitoz, fövqaladə dəqiq proses olub, dəyişkənliyi normal şəraitdə yaratmayan sistemdir və bu DNT-nin replikasiyasına xarakterik olan ən mühüm şərtdir. Mitotik prosesdə o fazalar meyozda olduğu kimi keçir ki, bu zaman onlar xromosomlarını ikiqat artırlar, kondensasiya olunurlar və hər biri ayrılıqda bölünürlər. Onlar konyuqasiya olunmurlar, krossinqover adətən yaranmır və bu prosesdə xromosomların sayında reduksiya baş vermir.

Mitoz və ya meyoz prosesində xromosomun kondensasiyası, DNT-nin spiral strukturunun formalaşdırmasından nəticəsində hüceyrədə qanunauyğun informasiya mexanizmi yaranır. Bu sistemdə xromosomun uzunluğu boyu genlərin ardıcıl düzümünə fiziki proses kimi baxılır.

Xromosomun kondensasiya dərəcəsi ilə onun aktivlik həddi arasında sıx bağlılıq mövcuddur. Xromatidlərin despiralizasiyanın, replikasiyasının və transkripsiyasının baş verməsi, hüceyrədə sintezin əsas şərtlərindən biridir. Nüvə üzərində aparılmış müşahidələrdən məlum olmuşdur ki, xromatinlərin kondensasiya dərəcəsi müxtəlif ola bilir. Xromosomun meyozunun lampa piltəsindəki xromomerlərin sayının, politen tipli xromosomdakı disklərin və pufların yaranması onu göstərir ki, xromatinlərin müxtəlif dərəcədə kondensasiya olunması ilə biokimyəvi aktivlik dərəcəsi, bu asılılığın əsas göstəricisidir. Xromatinlərin müxtəlif sahələrinin sıxlaşması hətta xromosom səviyyəsində də yaranır və müşahidə edilir. Funksional nöqteyi nəzərdən kondensasiya qeyri-adi fövqaladə mexanizm olub, genin bu prosesi tənzimlənməsini təmin edir. Kondensasiyanın orqanizmdə yaranması və onun müxtəlif tipli hüceyrələrindəki genlərin inaktivləşməsi, seçimlə yarana bilir. Lakin bu prosesin adi somatik hüceyrələrdə müşahidə edilməsinə baxmayaraq, politen və lampa piltəsi olan xromosomda bu mexanizmin gedişini asanlıqla

izləmək olur. Buradan da belə nəticəyə gəlmək olar ki, bütün hüceyrələrin hamısında genom tam olduğu qədər funkisiyasını yerinə yetirə bilmir.

Bu da bir faktdır ki, ikiqanadlıların xromosomlarının müxtəlif sahələrindəki genlərin aktivliyi müxtəlif olur. Məhz buna görə də politen xromosomdakı disklərdə lokalizasiya olunan genlərin özlərinə məxsus aktivlik dərəcəsi mövcuddur. Bununla yanaşı, bir sıra diskilərin morfoloji dəyişkənliklərini, xüsusən puflarda daha aydın müşahidə etmək olur. Hər bir pufda m-RNT-nin sintezinin aktivliyinin yüksəlməsi onu göstərir ki, gen yaxud, genlər bu zonada daha aktivdirlər, nəinki normal strukturda olan disklərdəki genlərə nisbətən (passiv genlər). Həm pufların, həm də politen xromosomların petlələri normal struktur formasına düşə bilirlər (geriyə inkişaf). Lakin onların aktivləşən və passiv qalan genləi geriyə, yəni normal vəziyyətə (aktivlik və passivlik cəhətcə) düşə bilmirlər. Buradan da belə nəticəyə gəlmək olar ki, müxtəlif hüceyrələrin nüvələrinin müxtəlif differensasiya həddi ilə, embrionun inkişaf dərəcəsi arasında müsbət istiqamətli korreliyativ asılılıq mövcuddur. Blastula mərhələsindəki nüvəni, qurbağanın yumurtacığına transplantasiya etdikdə, ziqotda heç bir əyinti yaranmadan qurbağanın normal inkişafı mümkün olur. Yox əgər, qastrula mərhələsindəki nüvəni yumurtacığa transplantasiya etdikdə onda ziqot qastrula mərhələsindək inkişaf edir, sonra isə proses dayanır. Beləliklə nüvənin differensasiyasında (qastrula mərhələsində) dəyişmiş genlərin aktivləşmədə geriyə bərpası mümkün olmadığı üçün, onlar öz inaktivliyini embrionun inkişafından sonrakı mərhələdə də qoruyub saxlayırlar. Yuxarıda qeyd olunanlardan belə nəticəyə gəlmək olur ki, orqanizmlərin ontogenezini nizamlayan xüsusi genlər mövcuddur və onların inkişafı bu genlər tərəfindən nizamlanır.

Ali orqanizmlərin təkamülün gedişində təşkilatlanmış xromosomları yaratması, onlara uyğun yeni davranış formasının əmələ gəlməsinə səbəb olur. Yeni formalı təşkilatlanmış xromosomun təkamüldə üzə çıxması və ona uyğun daxili molekulyar təşkilatlanmada rolu olan, xüsusi funksiyalı sinapsis, krossinqover və seqereqasiya mexanizmləri yaranmışdır. Genlər özü-özlüyündə bu keyiyyətə malik olmurlar, hətta genləri çox sayda olan bakteriya və virusların da belə xassəsi olmur. Ümumi nöqteyi nəzərdən təşkilatlanmış xromosomlarda bu tipli xassənin yaranması, diploidlikdə meyoz mexanizmindən hametlər ilə cinsiyətsiz sporların əmələ gəlməsi arasında sıx bağlılığın olmasıdır. Məhz buna görə də, bizim genetik fasiləsizlikdə diqqətimiz əsas meyoza yönəlir, lakin mitoz mexanizmi ilə də bu tipli funksiyalar istisna hallarda yerinə yetirilə bilir. Meyoz prosesinin əsas mərhələsi hamoloqların bir-birindən ayrılaraq xromosomları reduksiya olunmuş hametləri əmələ gətirməsidir və onların bir-birini əvəz etməsindən (haploid və diploid fazalar) həyat sikli yaranır. Bir sıra orqanizmlərdə homoloqların ayrılması prosesində sinapsis və krossinqover yaranır. Lakin buna baxmayaraq, qeyri-homoloji xromosomların sərbəst fəaliyyətində krossinqover mexanizmini haploid-diploid siklində təkamülün keçməsinin əsas faktoru olaraq qalır. Sinapsisdə, DNT-nin iki spiralının bir-birinə homoloji sahədə toxunmasının işləmə mexanizmi açılmamış qalır və bu haqda hər hansı elmi məlumata təsadüf edilmir. Bu mexanizm yalnız molukulyar səviyyədə yarandığı üçün yəqinki bu da DNT-nin yarımnukleotid zəncirinin ayrı-ayrı sahələrinin aktivləşməsi ilə əlaqədardır.

Molekulların renaturrasiyası zamanı, DNT-DNT və yaxud DNT-RNT hibrid strukturunun əmələ gətirməsi, fakt olaraq müşahidə olunur. Belə hesab olunur ki, bir zəncirli yarımnukleotidin, minimal "taninan" uzunluğu boyu ikizəncirli strukturunun bərpasına 10-20 komplimentar tipə malik olan nukleotid lazım gəlir. İşıq mikroskopunda meyozdakı hüceyrəyə baxdıqda (nar) bu prosesin dəqiqliklə icara olunduğu müşahidə olunur (filtirlərlə, immersiya yağında 90^xX) (identik homoloji strukturu olan xromosomlar da). Lakin işıq mikroskopunda müşahidə də, homoloji xromosomun tərəf müqabilinin xromosom səviyyəsində alınan nəticədən, fərqli işləyən mexanizminin olması üzə çıxır və bizim izahımız subyektiv xarakter daşıyır. Sinapsis öncəsi xromosomlar mikroskopda görünürlər. Onlar müəyyən qədər kondensasiya olunurlar və replikasiyadan sonra xromatinin yaranması və sahənin tanınmasını ən son halda DNT spiralının eninə strukturunda müəyyənləşdirmək olur. Bizim subyektiv fikrimizə görə, sinapsis çox mürəkkəb təşkilatlanmış xromosomun xüsusi strukturu olub, gendən də yüksək səviyyədə funksiyadaşıyıcı və icra edici orqanelladır. Çox aşağı pillədə duran orqanizmlərin (bakteriyalar və viruslar) xromosomunun, yeni yarananlar arasında paylanması mexanizmi ali orqanizlərin mexanizmindən köklü surətdə fərqlənir. Sinapsisdə olduğu kimi, seqerqasiya zamanı da xromosomlar çox mürəkkəb təşkilatlanmış funksiya daşıyıcı və icraedici struktura çevrilirlər. Onun üzə çıxmasının əsas göstəricisi xromosomun hər bir hissəsinin differensasiyası nəticəsində spesifik orqanellanın sentromerə doğru hərəkətlənməsidir. Bu struktur digər struktur ilə birgə fəaliyyət göstərir və bu cür fəaliyyət yalnız ali orqanizmlərdəki veretena ipinin funksiyasına daxildir və hər iki orqanella bu keyfiyyətin daşıyıcısıdır. Lakin təkamüldə bu tipli fərdi funksiyası olan genlər sərbəst paylanma funksiyalarını itirdikləri üçün bu tipli paylanmanı sentromer həyata keçirir (bir orqanellası olan).

Krossinqover təkamüldə xromosomun həyatda qalmaq uğurunda mübarizədən sonra çox mürəkkəb formlaşmış mexanizmdir. Aydın məsələdir ki, bu mexanizm genlərin mübadiləsi prosesi ilə əlaqədar olub, izahı müxtəlif sxemlərlə verilir. Bu da faktdır ki, krossinqover baş verdikdə mübadilə yarımnukleotid zəncirin də baş verir. Alilərdə bu proses xromatidlər səviyyəsində yaranır (mübadilə). Bu mexanizmin molekulyar səviyyədə çox dəqiqliklə icra olunmasının detalları hər tərəfli məlum olmasa da, adi mikroskop da müşahidələrdə mübadilənin çox iri nukleotidlər arasında baş verdiyi üzə çıxır. Normal krossinqoverdə (mübadilə) iplər əlavə nukleotidləri öz sıralarına qəbul etmirlər, xüsusən bunu qeyd etmək çox vacibdir ki, rekombinasiya mexanizmində müxtəlif orqanizmlər rekombinasiya tezliyini (fiziki vahidlə) DNT ipinin uzunluğu boyu geniş həddə variabiliyini qoruyub saxlayırlar. Bu cür ali və aşağı pillədə duranlar arasında müqayisəli genetik xəritənin analizi zamanı aşağı pillədə duranların gen xəritəsinin vahidinin təyini, alilərə nisbətən daha mürəkkəb olması üzə çıxır? İdealda ilişkənlik xəritəsində iki marker geni arasındakı məsafə real mövcuddur və fiziki cəhətcə bu məsafənin additv keyfiyyəti olur və xromosomun uzunluğu boyu sitoloji və genetik xəritələrdə bu keyfiyyət çox hallarda üst-üstə düşür. Mikroorqanizlərin xromosomlarına xarakterik olan çox yüksək mənfi interferensiya mövcud olduğu üçün, genetik xəritənin çox kiçik hissəsinin detallarını qurmaq mümkün olur. Lakin alilər nisbətən aşağı tezliklə rekombinasiya olunmasına görə, DNT-nin çox iri molekulu (100 mindən çox nukleotid) uzun müddətə inaktivliyini qoruyub saxlaya bilir. Buradan belə ümumi nəticə çıxarmaq olur ki, çox sayda təşkilatlanmış mikroorqanizmlərin xromosomları sərbəst olduqları üçün, daha çox rekombinasiya olunurlar nəinki DNT molekulu, RNT və zülallarla rabitəli olanlardan. Buradan da belə düşünmək olur ki, sitogenetik mənada alilərin ilişkənliyi mexaniki seqereqasiya çərçivəsindən kənara çıxır? Biz yuxarıda qeyd etdik ki, ilişkənlik, genlərin rekombinasiya olunmasına kəskin məhdudiyyət qoyur. Göstərildiyi kimi DNT-nin miqdarı haploid hüceyrədə çox olarsa, vahid xəritədə nukleotid cütlüklərin də sayı çox olar. İndi isə fərz edək ki, yaxın qohum irqlərarası çarpazlaşmada nəsil verən fərdlərə 100 allelə görə, fərqlənirlər. Onların haploid hüceyrəsində xromosomların sayı 12-dir (n=12). 100 allelin xromosomlarda paylanmasına görə, onların birinci hibrid nəslində hər bir bivalentin 2-3 xiazmi olur. Hesablamalar göstərir ki, rekombinasiya olunan gen tezliyindən yalnız 1/500000- birində əgər 100 allelin hamısı sərbəst rekombinasiya oluna bilsəydi, onda onların bəzi genləri əlamətlərin sayına nəzarət edə bilərdilər.

Xiazmların lokalizasiya olunma üstünlüyü onların tezlik dərəcəsinin azalmasına, bir cins ilə rekombinasiya olunmada, növlərdə müşahidə olunan rekombinasiyanın çox yüksək faizlə azalmasına gətirib çıxarır. İlişkənlik nəticə etibarı ilə, yalnız rekombinasiyanın yaranma həddinə məhdudiyyət qoymur. Praktiki genetika nöqteyi nəzərdən ilişkənlikdə qarışıq lokuslar birgə irsiyyətə keçirlər və bu fenomen seleksiyada üstünlüyünü daha çox biruzə verir və hüceyrə bölünməsinə sərf olunan enerjinin miqdarını azaldır. Burada sual meydana çıxır: müəyyən qrupa daxil olan variantlar ilişkənlikdə funksional üstünlüyə malik olurlarmı? Buradan da göründüyü kimi, struktur və funksional mürəkkəbləşmədə, orqanizmlər təkamüldə yaşlarına uyğun olaraq onların komponentləri daha təkmilləşmiş formada koordinasiya oluna bilirlər. Məsələn, hüceyrədaxili sistemlər enerjinin ötürülməsində və yaxud mürəkkəb molekulların biosintezində (bir sıra mərhələləri keçərkən) çox sıx toplanmış aqreqatlardan ibarət olur. Bəzi bitkilərin funksiya qabiliyyətli xloroplastların (DNT-sinin aktiv gen zonası) plastidlərin kodlaşdırılmasına nüvədəki DNT-nin 250-300 geni nəzarət edir. Lakin bu da bizə məlumdur ki, xloroplastlar sitoplazmada yaranır, genlər isə bu zaman ilişikli olmurlar. Biz əvvəllərdə göstərmişik ki, bir sıra selektivilişkənli qrupların xromosom aberasiyaları translokasiya ilə əlaqəli (inversiya) üzə çıxır.

Göstərilən bəzi orqanizmlərin nəinki rekombinasiya tezliyi aşağı enir, həm də yeni məzmunda ilişkənliyə əsasən xromatin dayaqlarının izolyasiyası baş verir və nəticədə genetik müxtəlifliyin toplanması və üzə çıxması nəticəsində bitkinin sterilliyi baş verdiyi üçün, seçmənin yaranması sona çatır (lakin bu tipli bitkilərdə fertillik bərpa olunur). Bizim məntiqli düşüncəmizlə aşağıdakı kimi bu mexanizm izah olunur: seçmə başlamamışdan öncə fertiiliyə nəzarət edən və krossinqoverdəki əlamətlərin sayını nizamlayan genlərin yeni variantda ilişkənliyi yarandıqda, onların sonrakı inkişafda seçmə effektliyi yüksəlir. Bu cür nəticə iki irqarası çarpazlaşmada (coğrafi müxtəlif məkanda inkişaf edən bitkilər) təsdiq olunur. F_2–də qeyri-rekombinant tiplərin (valideyn əlamətlərini özündə cəmləşdirə bilər) tez-tez nəhəng formaları üzə çıxır. Buradan da bizi belə düşünməyə vadar edir ki, bu əlamətlərin yaranması zamanı sərbəst rekombinantın formalaşması və əlamətlərin stabilləşməsi baş verir və növəmələgəlmənin əsas göstəricilərindən biri olaraq qalır. Heyvanların inkişafında onların hüceyrələrinin məhsuldarlığının nizamlama mexanizmi bitkilərin gen nizamlama sistemindən daha mürəkkəbdir. Əgər variantların birində ilişkənlik müxtəliflik müsbət istiqamətli korreliyasiyaya malikdirsə (mürəkkəblik dərəcəsinə görə), onda heyvanların genotipləri kifayət qədər

aqreqatda yüksək dərəcədə inteqrasiya olunurlar və xromosom oberasiyaları nəticəsində ilişkənlik qrupunun vahidliyi pozulur.

Cücükimilərin X xromosomu və plasentar gəmiricilərin Y xromosomu çox yüksək inteqrasiya olunmuş xətti gen düzümünə malikdirlər və bu cür xətt düzümünün olması onların cinsiyyətində özünü biruzə verir. Təcrübələr zamanı müəyyən edilmişdir ki, D.hydei-n spermatogenezinin Y xromosomunda lampa piltəsinə bənzər struktur müşahidə edilir. Bu petlələr zamandan asılı olaraq differensasiya prosesində və hametogenezin gedişində korreliasiya olunurlar. Bununla yanaşı ilişkənli sadə genlər lokusda yalnız toplumundan ibarət olmayıb, ondan daha qat-qat yüksəkdə duran effektli sistem olub, təsadüfi bu lokusa düşən kənar genlər xüsusi təsirə malikdirlər və vəziyyət effektini əmələ gətirirlər. Bu cür üzə çıxan və təsadüfi xromsoma düşən genin təsirindən yaranan vəziyyət effekt, bitkilərdə yaranmır. Məsələn, vəziyyət effektinin olmasının drozofildə ləkəli mozaikanın yaranmasını və sistemlə əlaqəsini transkripsiya mexanizmi ilə interpretasiya etmək mümkün olur. Bu zaman euxromatin genləri translakasiyadan sonra hetroxromatinin zonanın qonşusuna çevrilirlər və onların inaktivləşmə prosesi baş verir. Bu genlərə görə, hetroziqotluq yarandıqda, fenotipdə ləkəli mozaikalıq üzə çıxır. Əgər drozofildə bu cür translokasiyaya white geni də cəlb olunursa (ağ rəngli göz), onda drozofilin hetroziqot fərdinin w/wr (r-xromosom zədəsi) mozaikalı gözü formalaşır (qırmızıdan ağ rəngin sahəsinə keçid). Əgər roughest geni (gözdə ommatid qırağı, dişlilik) white yerləşən gendən 0,2 vahid məsafənin yaxınlığında olursa, onda bu gen də translokasiyanın təsiri altına düşür və pigmentli mozaikasizim kimi tam özünün fenotipdə biruzə verə bilmir. Yox əgər lokus roughest hetroxromatinə white nisbətən daha yaxındırsa, onda dişliliyin yaranmasında özünü daha çox biruzə verir, fenotipdə pigmentlilik daha da az olur.

Euxromatinin lokusuna bu prosesdə hetroxromatinin təsiri müşahidə olunur. Bizim subyektiv fikrimizə görə, kondensasiya olunmuş bu lokusların, kondensasiya olunmuş hetroxromatinin sahəsindəki lokuslara təsiri böyük olub, sintez prosesinin getmə surətini azaldır (boğur) və xromosomun distal sahəsindəki euxromatin zonası bu cür təsirlərə az məruz qalır. “Effekt vəziyyəti” nin özü-özlüyündə xromosomda olması, onun funksional vahidliyinin göstəricisidir və bu effektin yaranması ayrı-ayrı genlərin funksional fenotipik spesifliyindən asılı deyildir. Məhz buna görə də, ilişkənliyin yaranmasını yalnız bir fərziyyə ilə izah edilməsi düzgün olmazdı. Orqanizmdə məsələn, histidinin sintezinə nəzarət edən operonlar bir neçə ilişikli xromosomda bir neçə ilişikli lokusdan ibarətdir. Bu operonların sayından ümumi mRNT molekulu yaranır (burada polisistronun transkripsiyası nəzərdə tutulur) və onun məhsulunun transilyasiyası (fermentlərin) müxtəlif ribosomlarda tək-tək icra olunur. Məsələn, drozofildə ksantindehidrogenezanın sintezinə nəzarət edən 3 genin hər biri müxtəlif xromosomlarda olur. Bizim xromosomların funksional vahid kimi təsəvvürümüz dozaların konpensasiyasına görə, daha da genişlənir. Autosom genlərinin təsiri nəticəsində sintez olunan məhsulun miqdarı ilə, onun istehsalına bilavasitə cavabdeh olan genlər arasında korrelyativ münasibət mövcuddur. Əgər hər hansı gen x miqdarda məhsulun istehsalına cavabdehdirsə, onda hər iki gen (allel) 2x qədər istehsala cavabdeh olur. Lakin X xromosomda yerləşən genlər üçün bu qaydalar işləmir. Qadın cinsinin X xromosomu göstərdiyimiz 2X əvəzinə bir xromosomun istehsal etdiyi qədər (X) məhsul istehsal edir.

X xromosomundakı lokusların özlərini bu səpgidə aparması, dozanın kompensasiyası, vəziyyət effektinin yaranmasına xarakterik olan xüsusiyyətdir. Bu effekt yalnız bir genin təsiri ilə yaranmır və ona xarakterik olan təbii xüsusiyyətidir. Bu onu göstərir ki, kompensasiya olunan genlərin cinsin differensasiyasının müəyyənləşməsi ilə hər hansı əlaqəsi olmur. Müxtəlif fenotipik əlamətlərin, xüsusən fermentlərin strukturundan tutmuş orqanizmlərin orqanlarının rənginin və formasının yaranması bu xromosomdakı genlərin nəzarətində olur. Müxtəlif orqanizmlərdə (insan da daxil olmaqla) bu nəzarət müxtəlif formada üzə çıxır. Məsələn, kiçik gəmiricilərdə dozanın kompensasiyası “Layon” tipi ilə dəqiq desək bir aktiv X xromosom tipi ilə həyata keçir. Qadın cinsinə aid olan orqanizmlərin embrional inkişafın birinci iki həftəsində hər iki X xromosomu aktiv halda olur. Ondan sonra isə, iki X xromsomundan birinin inaktivləşməsi somatik hüceyrələrdə başlayır. Herminativ hüceyrələrdə inaktivləşmə nədənsə baş vermir? Əgər hüceyrədə ikidən daha çox X xromosom olursa, onlardan yalnız biri, inaktivliyini qoruyub saxlayır. Beləliklə, qadın cinsinin fərdlərinin (XX) somatik hüceyrələrində yalnız bir X xromosomu funksiyasını davam etdirə bilir. Kişi fərdlərində (XY) də, yalnız X xromosomu funksiyasını somatik hüceyrələrdə davam etdirir. Burada Y xromosomunun cinsiyyətin formalaşmasında hansı funksiyanı daşıdığı müəyyən olunmamışdır. Beləliklə, X xromosomun inaktivləşməsi ilə somatik differensasiya arasında müəyyən əlaqa mövcuddur. Somatik differensasiyasının başlanğıcında 2X xromosomundan biri genetik aktivliyini ona görə itirir ki, o transkripsiyada iştirak etmir və inaktivləşmiş X xromosomu replikasiya olunma xüsusiyyətini qoruyub saxlayır. Əgər 2X

xromosomundan biri anomaldırsa, onda X xromosomu disk formasını alır və bu formanı alan xromosom inaktivləşir, onun replikasiyası gecikir və sintez sonda başa çatır. İnterfazada inaktivləşmiş xromosomunu hetropiktonik Barı cisimciyi formasında müşahidə etmək mümkün olur. İnsanlarda X xromosomunun inaktivləşməsi, ya hamısı ya da heç biri pirinsipi ilə həyata keçir. Drozofilin X xromosomu autosomdan fərqli olaraq dozanı kompensasiya edə bilir. Bu zaman iki xromosomdan birinin inaktivləşməsi yaranmır və cinslərin ekvivalentliyi ayrı yol ilə izah olunur. Bu mexanizmin yaranmasına dair iki fərziyyə irəli sürülür və onlardan hər birinin müəyyən hissələri təcrübələrdə təsdiq olunur. Meller bu mexanizmi X xromosomda gen modifikator sistemi ilə onların digər genləri gücləndirmək və azaltmaq xüsusiyyətinin olması ilə izah edir. Lakin o Qold Smit modifikator genlərinin olmasını rədd edərək, belə bir fikir irəli sürür ki, konpensasiya qadın və kişi cinsinə aid olan müxtəlif yaradıcı xüsusiyyətdir. Hər iki hipotezanın təcrübələr vasitəsi ilə hansının düz olması müəyyən edilməmişdir. Burada nəzəri iki versiyanı da irəli sürmək mümkündür: birinci versiyada iki X xromosomundan birinin inaktivləşməsindən sonra qalan bir X xromosomun homoloqunun funksiyasını öz üzərinə götürərərək ikiqat aktivləşməsi, yadakı iki xromosomun hər birinin ayrılıqda gen məhsulunun yarısını sintez etməsidir. Birinci halda genin güclənməsi, ikinci halda isə genin təsirinin zəifləməsi yaranır. O da məlumdur ki, ağız suyu vəzinin qalan bir X xromosomunun ölçüləri kondensasiyadan sonra ikiləşmiş xromosomun ölçülərinə bərabər olur. Bu cür yaranan X xromosomun genişlənmiş formasında DNT-nin miqdarı artmır. X xromosomunun genişlənməsi, yəqin ki, sonda pufların yaranmasına gətirib çıxarır (xromosom boyu genişlənən). Sonralar məlum oldu ki, aktiv qalan bir X xromosomu qadın cinsinin bir X xromosomunun sintez etdiyi RNT-dən iki dəfə artıq RNT-ni sintez edir. Beləliklə, morfoloji və kəmiyyət göstəricilərinin biokimyəvi miqdarı yalnız kəmiyyət göstəricilərinə əsaslanır. Kompensasiyada keyfiyyət göstəricilərinin dəyişməsi müşahidə olunmur. Əgər dozanın kompensasiyasına X xromosom səviyyəsindən başqa, gen səviyyəsində baxsaq, onda iki X xromosomunun hər ikisinin allelləri kiçik gəmiricilərin allellərindən fərqli funksiyaları yerinə yetirirlər. X xromosomu ilə autosom arasında yaranan translokasiyanın və Y xromosomun müşahidəsi bunu deməyə əsas verir ki, X xromosomu gen məhsulunun aktivliyinə görə unikal sistem olub, sintez prosesini nizamlayır. Yuxarıda qeyd edilənlərdən nəticə olaraq bunları deməyə bizə əsas verir ki, dozanın kompensasiyası sistemində seçmə gücünü əks etdirməməsi unikal mexanizm olub, onun möhkəmləndirilməsinin elementləri məhz hər iki cinsin 2 X xromosomunda genlər funksiyasını yerinə yetirir.

DNT-nin miqdarı və onda olan informasiyanın sayı orqanizmlərin tələbatına uyğun təkamüldə formalaşmış və onların hər birinə xas olan xarakterik cəhətdir. Bu informasiyaların reallaşması zamanı orqanizmin fərdi spesifik strukturu və onun fenotipik elementləri yaranır. Orqanizm təkamüldə mürəkkəb strukturları yaradarkən, onun informasiyaya tələbatı yüksəlir, DNT-nin hüceyrədə miqdarı və onun funksional müxtəlifliklərdə rolu uyğun şəkildə yüksəlir. Bununla yanaşı, DNT-nin miqdarının artması bu strukturun mürəkkəbliyinə və funksiyasının icrasına dəlalət etmir. Orqanizmlərə xas olan əlamətləri DNT-nin miqdarı dəyişmədən, dəyişə bilir və növ DNT-nin miqdarı artmadan da funksiyasını yerinə yetirə bilir (viruslarda olduğu kimi). Bu prosesi fitogenez pozisiyasından izah etmək çox da asan deyildir? Əgər virusların həyat fəaliyyətlərinə nəzər salsaq, onlarda DNT-nin miqdarı minimaldır. Virus- stalleti nekroz zamanı o qədər DNT tutumu olur ki, onun informasiyası virusun zülal örtüyünün yaranmasını təmin etsin. Viruslara nisbətən E.Coli-də DNT-nin miqdarı kifayət qədər çoxdur və bunu ondan gözləmək ona görə mümkündür ki, o avtonomluğunu və bioloji mürəkkəbliyini qorumaqla yanaşı, bu prosesə müxtəlif fermentləri sərf etməklə sintezində çoxlu miqdarda DNT-dəki kodlaşdırılmış genlərin funksiyalarını yerinə yetirməsidir. Lakin, əgər biz E.Colidəki informasiyalı genlərin miqadarını, heyvanların genlərinin miqdarı ilə tutuşdursaq, onda onların hüceyrələrindəki DNT-nin miqdarında əks nəticələr üzə çıxır. Göbələkdə, neyrosporda DNT-nin miqdarı E.Coliya nisbətən 4,5, drozofildə 18, insan da isə 1000 dəfə DNT-nin miqdarı çoxdur. Filogenez nöqteyi nəzərdən bu müxtəlifliyin mənası sözsüzdür. Onda sual meydana çıxır ki, nə üçün Necturusun 6000, balığın 12000, suda-quruda yaşayan amfibiyanın 22000 dəfə E.Coliyə nisbətən çox DNT-si olur? Buradan da aydındır ki, sonuncu 3 orqanizmin strukturu insan orqanizminin strukturundan daha sadədir. Onlar poliploid deyillər, xromosomları politenliyə görə digərinin politenliyindən çox da fərqlənmir (halbuki onların DNT tutumu azdır). Buradan da göründüyü kimi DNT-nin nüvədə miqdarı, orqanizmin struktur və funksional fəaliyyətinin sadə göstəricisi ola bilməz. Biz indi də deyə bilmərik ki, orqanizmin yaşaması üçün nə qədər minimal gen, nə qədər ferment lazımdır? Lakin, bizim fikrimizə görə ali orqaznizmlərin DNT tutumu kifayət miqdarda təkrarlanan nukleotid ardıcıllığından ibarətdir. Belə fikir indi də irəli sürülür ki, drozofilin xəritəsində qeyd olunan ilişikli genlərin DNT-də miqdarı haploid olan hüceyrədə onun çox az hissəsi təmsil

olunur. Onun xromosomlarında disklərin sayı, 5000 minə qədər olub, 500 lokusdan ibarətdir. Əgər hesablasaq ki, disklərin sayının genlərə nisbəti 1:1-dir, onda drozolfil DNT-sinin yalnız xəritədə onda bir (1/10) qeyd olunur. Hətta X xromosomda ixtiyari çoxhüceyrəli orqanizmin DNT-nin miqdarının ən çox halda xəritədə yalnız 1/3 qeyd edilir (1000 diskə 200 gen). Qalan DNT-nin hansı funksiyanın orqanizmlərdə daşıyıcısı olub fəaliyyəti göstərməsi haqqında hər hansı məlumat yoxdur.

Orqanizmlərin DNT-nin ardıcıllığında elə genləri də mövcuddur ki, onlar differensasiya prosesini nizamlaya bilir. Bununla yanaşı, DNT ardıcıllığında elə genlər də mövcuddur ki, onlar əlamətlərin yaranmasını nəzarətdə saxlayırlar. DNT-nin hansı hissəsinin genləri, nüvəciyin yaranmasında bilavasitə iştirak edir (müxtəlif RNT-lərin sintezi)? Müəyyən edilmişdir ki, ribosom RNT-si, nüvəcik yaranan zonada sintez olunur. Tədqiqatçılar müxtəlif xətt düzümü olan drozofillərin genlərini öyrənərək 2, 3 və 4 RNT yaradıcı zonasını və hibrid olan DNT-R-RNT molekullarının yaranma zonasını və dərəcəsini təyin etmişlər, onlar ekstragen DNT-ni ribosom RNT-si ilə doyuzdurmuşlar. Sonralar təsdiq olundu ki, hər bir sistron ribosomdakı RNT-nin 28S və 18S-də yaranmasını kodlaşdırır və onlarda 130-a qədər təkrarlar olur. Sistronların təkrarlarda ardıcıl toplanması aşağıdakı kimidir. Bu metoddan istifadə edən tədqiqatçılar müəyyən etmişlər ki, lokus “bobbed” nüvə yaradıcı zonada yerləşir və R-RNT ipində çatışmazlıqdan (azalma) yaranan mutasiyadır. Digər tədqiqatçılar toyuğun genomunun RNT-si üçün 100, xenopusun 1000, Bacilus meqateriumun 20, E.Colinin 5 sistronu olur. Təkamül nöqteyi nəzərincə bu cür xətti sistron artıqlığının yaranması RNT-nin tez-tez intensiv sintezi ilə əlaqədardır. Bu cür xətti artıqlığın nəqliyyat RNT-si üçün də yararlı olması təsdiq olunur. Ümumi götürdükdə 60 növ s-RNT mövcuddur və hər bir (drozofil) sistron xətti 13 dəfə təkrarlanır. Onda tədqiqatçılar qarşılarına belə sual qoydular: tez-tez müşahidə olunan fenotip “Minutanu” delesiyası, yaxud s-RNT-nin sistron mutasiyası ilə əlaqəsi ola bilərmi? Bunun üçün Minutanunun 55 lokusunun xəritələşdirməsi lazım gəlmişdir və onlardan heç biri nüvəcik əmələ gətirici zonanın yanında yerləşmir. Bu lokusların xromosomların müxtəlif sahələrinə paylanması təsdiq olunur. Minutanın lokuslarının sayı ilə fenotipin xarakteri arasında digər tərəfdən müxtəlif s-RNT-lərin sayı arasında korrelyasiyanın olması və s-RNT sintez sayının pozulması faktı kifayət qədərdir. Hələlik isə Minutanın fenotipinin kəmiyyət və keyfiyyət göstəriciləri arasındakı hər bir s-RNT növünün çatışmazlığı müəyyən edilməmişdir. Buradan da subyektiv belə nəticəyə gəlmək olur ki, bütün DNT transkripsiya üçün matris rolunu oynayır? Əgər bu belədirsə, onda DNT artıqlığı orqanizmdə ümumiyyətlə olmur. Həqiqətən DNT-nin əmələ gəlməsi üçün hüceyrəyə o qədər çox enerji tələb olunur ki, ona funksiyanı yerinə yetirməyən artıq DNT-nin təkamülün gedişində olmasını oqranizmdə əliçatmaz edir və bu baş verərsə, onda artıq DNT-nin elminasiyası sonrakı bölünmədə şübhəsizdir. Məsələn, amfibiyalarda DNT-nin miqdarının artıqlığı nə ilə izah oluna bilər? Bəzi tədqiqatçılar bu problemlə əlaqədar inandırıcı fərziyyələr irəli sürərək DNT-nin düz olmayan replikasiyası ilə əlaqələndirməyə çalışırlar? Chironomus thummi ilə Cthummi piqer arasında çarpazlaşmadan alınan hibridlərin politen xromosomlarının bəzi disklərindəki DNT-nin uyğun normal disklərindən fərqli olaraq miqdarı 2, 4, 8, 16 (C.th piqer) dəfə çox olur. Aralıq ölçülərə təsadüf edilmir. Bu onu göstərir ki, bir sıra ardıcıl, lakin DNT-nin iki qat artımlı lokal qalan sahələrində onun eninə də artıqlığın təkrarlanmasına (yaranıb-yaranmamasına) gətirib çıxarmır.

Bu da bir faktdır ki, drozofilin bir sıra lokusları sitoloji və genetik cəhətcə duplikasiya, triplikasiya və yaxud multiplikasiya olunması bu fərziyyəni təsdiq edir. Bəlkə bəzi məhdud orqanizmlərdə incə genetik struktur analizinin aparılmamasının imkansızlığı, xüsusən onurğalılarda bu fenomenin üzə çıxmasını ləngidir? Məsələn, onurğalılarda (artım) bu mexanizm yəqin ki, mövcuddur. Lakin sistronların xətt boyu təkrarlanması mexanizmi hələ də açılmamışdır (çoxlu miqdarda determinasiya olunmuş zülalların sintezi). Əgər bu mexanizmin prinsipi açılarsa və təsdiq olunarsa, onda ali orqanizmlərə xarakterik olan gen artıqlığının yaranma səbəbləri üzə çıxmış olardı. Təcrübənin nəticələri onu göstərir ki, genoma qoşulan duplikasiya olunmuş DNT, qoşulma zamanı gen balansını bu anda pozulmasına gətirib çıxarır və orqanizmlərdə bu cür xətti duplikasiya (DNT) inkişafı kəskin ləngidir. Bu da bir fakt olaraq qalır ki, sitogenetik cəhətcə bir sıra nəsillərdə bu tipli duplikasiya orqanizm tərəfindən qəbul edilir, həm də genoma qoşulan bu artıqlıq balanslanmamış sistem genomda yaratmır: bu fenomen sistem kimi biokimyəvi cəhətcə ona görə maraq doğurur ki, təkamül yolunun özü bu artıqlığın (əgər varsa) tarazlaşdırmasının mexanizmini yaratmışdır.

Meyotik dreyf, meyozun mexanizmində üzə çıxır və bu sistemdə populyasiyaların artımı zamanı allel tezliyinin istiqaməti dəyişir. Məsələn, hetroziqot nar bitkisinin hər hansı gen cütlüyünə görə və allel nisbətləri Mendelin 1:1 nisbətindən fərqli olur.

İlk dəfə meyotik dreyf, drozofilin bir neçə növündə aşkar edilmişdir (D.obscura, D.pseudoobscura və D.persimilis) və onların populyasiya daxilindəki kişi cinslərinin yüksək tezlikli olması üzə çıxır. Cinsdə yüksək tezliyi idarə edən gen X xromosomda yerləşir və

spermatozoiddəki X və Y xromosomlarının mayalanma qabiliyyətini müəyyənləşdirir. Meyozun gedişində bu zaman onlar normal olurlar, lakin Y xromosomu olan spermatozoid öz normal funksiyasının yerinə yetirə bilmir. Nəticədə həyatiliyin çoxu X xromosomu olan spermatozoiddə olur və mayalanmadan sonra qadın cinsinin ziqotunu əmələ gətirir. Bu cür cinsiyyətin yaranma nisbətlərinə cavabdeh olan genlər, qadın orqanizmlərdə üzə çıxmır, lakin ana yolu ilə oğullarına ötürülə bilir. Lakin, bunun əksinə olaraq həmin vəziyyəti bəzi tədqiqatçılar başqa cür izah edirlər (Paulson). Müəllifə görə qadın cinsi populyasiyalarda sayı çox az olur, onların sayının azlığı kişi ziqotunun yoxluğu ilə əlaqədar olması onlardan yaranan embrionların, inkişafın ilk mərhələsində məhv olması ilə əlaqədardır. Bu məhvin əsas səbəbi, spiroxetin ananın hemolimfası və ooplazlaşması ilə ötürülməsidir. Spiroxetin anadangəlmə olub-olmaması onun genotipindən asılı olur və spiroxetlər yumurtacıqdakı xüsusi faktor ilə ötürülür və sonrakı nəsillərdə kişi cinsinin üzə çıxması yumurtacıqdan rezistent genotipə ötürülməsindən asılı olur, yaxud spiroxet oraya daxil olmur.

Genotipi qeyri-rezistent olan ananın sərbəst spiroxeti və ooplazma ilə, yaxud hemolimfadakı onun daşıyıcıları vasitəsi ilə yoluxdura bilirlər. Əgər spiroxet üzə çıxmırsa, onda sitoplazmatik və yaxud ananın irsiyyətindən təsvir olunan kimi mülahizə yürütmək olar. Meyotik dreyfin üçüncü halının yaranması II xromosomda yerləşən gen faktoru ilə əlaqədadır və bu faktor (SD) parçalanmanı pozur. Bununla yanaşı SD faktoru qadınlarda effektli olmurlar (hetroziqot halında olduqda) və bu zaman bu faktorun daşıyıcısı olan xromosom özünün normal homoloqu ilə konyuqasiyaya girir. Meyoz bu zaman normal gedir və hərəkətli normal spermatozoidləri əmələ gətirir. Lakin o spermatozoidlərin II normal xromosomu (SD^+) nüvədə olur, onların nüvələri funksiyalarını yerinə yetirə bilmirlər. Bu növün spermatositləri daima iki funksiyanı yerinə yetirməyən spermatozoidləri yaradırlar və meyozda bu xromosomun orentasiyası elə olur ki, funksional spermatozoidə SD faktorunun daşıyıcısı olan xromosom düşür. Bu xromosomlar populyasiyalarda daima yapışmış halını saxlayırlar, bu şərtlə ki, populyasiyalar müəyyən olunmuş genetik istiqamətdə inkişaf edirlər. Funksional və qeyri-funksional spermatozoidlər arasında fərq anlaşılmaz qalır, lakin bu fərq funksiya daşıyıcı olan spermatozoidlərin müəyyən xromosomu qəbul etməsidir (müxtəlif xətlətdə olan müxtəlif xassəli xromosomlar). Bu xüsusən translokasiyadan və fraqment çatışmazlığından yaranan spermatozoidlərə aiddir. Yuxarıda göstərilənlər meyotik dreyfin gen xarakteri olmasından xəbər verir. Hətta meyotik dreyf spiroxetlə yaransa belə, onun genotipdən asılılığı təsdiq olunur. Lakin bu cür situasiya ayrı şəraitdə də yəni onun strukturunun dəyişməsi ilə (nəinki xromosomda olan genin) də yarana bilir. Bunu xloroplastların sayının iki dəfə artmış nar bitkisinin meyozunun öyrənilməsi zamanı müəyyən etmək olur (5-ci xromosomda). Onun iki forması olur: çox tez-tez təsadüf edilən normal formanın bütün vəziyyətlərdə davranışı və anormal formaların yaranmasıdır. Anormal xromosomun (5-ci) hetroxromatin zonasının uzun xromosomun qurtaracağında şişməsi müşahidə olunur. Bu, xromosom tiplərinin homoziqotunda onların ayrılması normal gedir və 5-ci xromosomda olan genlər mendel nisbətini normal verir. Hetroziqot bitkilərdə isə meqasporun 50%-dən çoxu anormal 5-ci xromosomu qəbul edir. Qeyri-təsadüfü deyildir ki, bütün genlərə görə parçalanmada bu xromosomun şişmiş zonasındakı genlərin ilişikli qalması ilə əlaqədardır. Xloroplastları iki dəfə artmış nar formasının çiçəklərində inkişaf edən rüşeym kisəsinin bazal meqasporu xətti tetrada formasında yaranır. Onlar 5-ci anormal xromosomu çox böyük tezliklə qəbul edirlər. Beşinci xromosomun uzun çiynində daima ən azı bir kəsişmə zonası yaranır. Bu onu göstərir ki, anafaza I hetroziqot bitkidə 5-ci xromosom bir şişmiş və şişməmiş xromatiddən ibarət olur. Anomal xromatid elə yerləşməlidir ki, o nüvədə bazal meqaspora düşə bilsin. Bu xromosom isə neosentromerin bəzi funsiyasını öz üzərinə götürür. Bu tipli əyintinin yaranması Mendelin sərbəst paylanması qanundan başqa 5-ci xromosomun şişində yaranan anomallıqla əlaqədardır.

Neosentromerin anafaza da hərəkəti, normal sentromerin hərəkətini üstələyir və (xromatidin orentasiyası növbəti bölünməyə qədər davam edərsə) onda anomalda o hərəkətini sürətləndirərək II anafazaya doğru istiqamət alır, yəni ən dərindəki nüvəyə- bazal hüceyrəyə düşür. Hetroziqot bivalentin uzun çiynində krossinqover yaranmadıqda və yaxud xromosomda iki xromatidli kəsişmə olduqda, şişmiş xromosom özünün normal tərəf müqabilindən birinci bölünmədə ayrılır və qeyri-təsadüfi II bölünmədə o, bu prosesin sonunda iştirak etmir. 5-ci anomal xromosomun hetroziqot vəziyyətdə qeyri-təsadüfi ayrılmasını və digər xromosoma keçməsi ilə xarakterizə olunur, bir şərtlə ki, onda şiş strukturu yaransın. Bu cür 5-ci xromosomda olan şişli struktur neosentromer xassəsini daşımağa başlayır (hetroziqot vəziyyət normallıqdan pozuntu yaradıcı struktura çevrilir) (parçalanmada). Əgər biz, şiş strukturu olan xromosomu parçalanma zamanı izləsək (genetik analiz metodu ilə), onda şişə yaxın olan zonanın genlərinin normadan fərqli yeni tipli əyintiləri üzə çıxır. Məsələn, narda peykli III xromosomda şiş,

onun qısa çiynində yaransa (fərz edək C lokusu), onda şişə yaxın bu lokusun geni, qeyri-təsadüfi parçalanmanı vermir. C lokusuna yaxın digər lokus (Sh) da özünü oxşar parır. Qısa çiynin sentromerə yaxın hissəsindəki W_x geni ən az pozuntuya parçalanmada məruz qalır. Bizim subyektiv fikrimizə görə neosentromer aktivliyinə təsir göstərən və onunla əlaqəli qeyri-təsadüfi ayrılmada 5-ci anomal xromosoma sentromerin təsiri təsdiq olunur. Buna uyğun biz deyə bilərik ki, bu xromosomun fraqmentində (hissəsində) şişin əmələ gəlməsi (sentromer olmadıqda) neosentromerdə aktivlik müşahidə olunmur. Bu prosesin getməsinin səbəbi anlaşılmaz qalır. Bəzi orqanizmlərdə meyotik dreyf zamanı hetromorf homoloqların qısa çiyini olanlar fəaliyyətdə olan yumurtacıqdakı nüvəyə daha tez-tez qoşulurlar nəinki uzun çiyinli xromosomlar. Narın böyüklüyünə görə, ikinci sırada duran xromosom cütlüyünün bir-birindən ayrılması qeyri-meyotik hüceyrədə baş verir. Bu xromosomlar adi xromosom qrupunda olduqda, onlar əsasən hetroxromatinin hissələrindən ibarət olur, strukturuna görə, normal xromosom qrupu ilə hər hansı rabitəsi olmur və mitotik hüceyrələrin çoxu normal bölünürlər. İkinci bölünmədə, ikinci sıradakı mikroskopda görünən xromosomun iki xromatidi tez-tez bir-birindən ayrılmırlar və onlar birlikdə spermalardan birinin nüvəsinə qoşulurlar, digər ikinci cütlüyü olmayan isə yumurtacığın nüvəsinə qoşulurlar. Meyotik və II sıradakı xromosomun mitotik dreyfi zamanı o cütlükdən bir tez-tez nəslə ötürülür, nəinki onun homoloqu. Bu xromosomda gen parçalanma zamanı da pozuntuları meydana çıxır. Burada təbii əsas nəticə bəzi gen tezliyinin populyasiyalarda aktivləşdirilməsidir (hətta onların allelləri uyğun gəlməsə belə). Növ bu situasiyaya uyğunlaşa bilir. O bunu, özündə tədricən modifikator tipli genləri toplaması ilə həyata keçirir.

Nəticələr

1. Xromosomların oxlarında xətt düzümü olan genlərin ilişikli qalmasının, sərbəst paylanmasının, habelə krossinqoverin profazanın ilk mərhələsində yaranması mexanizminin tədqiqindən sonra müəyyən edilmişdir ki, mendel genlərinin sərbəst paylanması qanunu, əsasən düzgün olsa da, onu bir sıra orqanizmlərə tətbiq etdikdə bu qanunundan kənar nəticələr alınır.

2. Təkamül prosesini keçmiş orqanizmlərin inkişafı və artımı iki mexanizmlə baş verir. Birinci qrupa hametləri və mayalanma aktı qapalı sistemdə keçən və inkişaf edən o bitkilər daxildir ki, onların xromosomlarındakı qeyri-homoloji xromatidlər arasında mübadilələr yaranmır və valideynin əlamətləri nəsildən-nəslə olduğu kimi ötürülür. Genlərarası mübadilə olamayan mexanizmlə inkişaf edən bitki qruplarındakı genlər xromosomlarda ilişikli qaldıqları üçün əlamətlərinə görə çarpazlaşmada F_1-də və sonrakı nəsillərdə Mendel effektini verirlər.

3. İkinci qrupa təkamül prosesini keçmiş hametlərin yaranması və mayalanması açıq sistemdə baş verən və inkişaf edən bitkilərin xromosomunda xüsusi mübadilə mexanizmi mövcuddur. Bu mexanizm ilə meyozun profazasında qeyri-əkiz xromatidlər arasında mübadilələrdən sonra yaranan hetroziqot hametlərin birləşməsindən və inkişafından, valideynin əlamətlərindən fərqli bir-birinə bənzəməyən növ daxilində populyasiya qrupları inkişaf edir. Təkamüldə açıq sistemdə inkişaf edən bitkilərdə yaranmış genlərin sərbəst paylanması mexanizmi ilə növlərin daxilində həyatda qalmaq və yaşamaq uğrunda mübarizədə onların arasında elə formalara da təsadüf edilir ki, onlar yeni mühitə uyğunlaşaraq coğrafi areallarını genişləndirə bilirlər.

4. Ali orqanizmlərdə, onlardan aşağı pillədə duranlardan fərqli olaraq, onlarda daima təkamüldə formalaşmış DNT-nin və genlərin artıq sintez olunma mexanizmi mövcuddur. Orqanizmin formalaşmasına nə qədər genin və DNT-nin lazım olması bizə məlum olmadığı üçün, onlar artıq genlərinin bir hissəsini nəsildən-nəslə inkişaf prosesində yaşamaq uğrunda mübarizədə tədricən itirərək, yeni sintez mexanizmi ilə fəaliyyətlərini və inkişafını fərqli mühitlərdə manevr etmə mexanizmi ilə davam etdirirlər . Təkamül prosesini keçən, genləri tədricən fəaliyətsizləşən bitkilərin genlərinin itirilməsi onların inkişafına və strukturlarının formalaşmasına hər hansı təsiri olmur.

5. Təkamüldə formalaşan və genləri ilişikli qalan bitkilərin, genlərinin itirilməsi və fəaliyyətsizliyi nəticəsində onların xromosomlarında xarici mühitin təsirindən yaranan fraqmentləşmələr, aberasiyalar vasitəsi ilə valideynin təbii əlamətlərindən fərqli yeni, az da olsa populyasiya tiplərini inkişaf prosesində yarada bilirlər. İkinci qrupa daxil olan və genləri sərbəst paylanma mexanizmi olan və açıq sistemdə hametləri mübadilələrdən formalaşan və inkişaf edən bitkilərin xarici mühitin təsirinə dözümlü olduqları üçün populyasiya qruplarını təbii rekombinasiya mexanizmi ilə əmələ gətirirlər. Burada digər mexanizmlərin təsirindən yaranan populyasiyaların miqdarı çox azdır.

6. Meyozun profazasının paxinema mərhələsində homoloji xromosomlar arasında konyuqasiya baş verir (xromosomun uzununa boyu) və sinaptinemal kompleksdə onlar bir-birinə çox sıx vəziyyətdə olurlar. Narın (meyozunun) profazasının diplonema mərhələsində xromosomlar bir-birindən aralanırlar və buna baxmayaraq onların ayrı-ayrı sahələri birləşmiş (ayrılmamış) qalır. Bu cür birləşən hissələrdə xiazm əmələ gəlir və birləşmiş qalan hissələrdə krossinqover (mübadilə) baş verir. Bu

zaman homoloji xromatinlərin mübadiləsi yaranır. Diplonemada hər bir homoloq uzununa boyu iki xromatidi əmələ gətirdiyi üçün, mübadilədə mümkün olan bivalentdəki dörd xromatiddən yalnız ikisi iştirak edir. Məhz buna görə mübadilə əkiz xromatidlər arasında olmayıb krossinqover qeyri-əkiz xromatidlər arasında baş verir və homoloji xromosomlararası mübadilə yaranmır və bu mürəkkəb mexanizm genlərlə nizamlanır.

7. Bir krossinqoverin yaranmasına, digəri təsir edə bilmir. Lakin sahələri qarışıqlı olanlardakıların kəsişmə sahəsində xromatidlər arsında mübadilə sərbəst olmur. İki gen arası intervaldakı kəsişmə sahəsi digər iki gen arası sahəsində kəsişmənin yaranmasına mane ola bilir və nəticədə ikiqat krossinqoverin yaranmasının miqdarı azalır (interferensiya).

8. Qeyri- homoloji xromatid cütlüyü bivalentin ayrı-ayrı hissələrində kəsişmələr tarazlıqla bərabər səviyyədə yarana bilir. Bunu da əsas səbəbi DNT-nin polikonservativ replikasiyasıdır və bu zaman xromatidlərin nə köhnəsi nə yenisi olur. Bunu da əsas səbəbi əvvəlki xromatidlə yenisinin yarımnukleotid zəncirinin DNT-də bir yerdə qalmasıdır. Bütün xromatidlər DNT-nin yaşına görə eynidilər və krossinqoverin yaranmasında bərabər hüquqludurlar.

9. Müsbət interferensiya, kəsişmənin minimal məsafəyə qədər (bir-birindən) olmasını təmin edir.

10. Krossinqoverin yaranmasına daxili və xarici faktorlar təsir edə bilir.

11.Təkamülün gedişində mürəkkəb təşkilatlanmış ali orqanizmlərin xromosomunun inkişaf mühitində yeni davranış forması yaranmışdır. Bu cür təkamülü keçən orqanizmlər sinapsis, krossinqover, seqreqasiya funksiyalı mexanizmləri ilə xromosomun molekulyar təşkilatlanma sistemini və onun strukturunu yarada bilirlər. Genlərin bu tipli xassəsi olmur.

12. Hüceyrənin nüvəsindəki gen informasiyası hər növün kəmiyyət ölçüsü fərqli və konstant olan ona xarakterik cəhətdir. Bununla yanaşı DNT-nin miqdarının artması heçdə orqanizmin strukturunun daha da mürəkkəbləşməsinə gətirib çıxarmır. Növün DNT-sinin miqdarı az olduqda belə genlər funksiyalarını yerinə yetirə bilirlər. Biz hal-hazırda deyə bilmərik ki, orqanizmin təşkilatlanmasına nə qədər minimal gen lazım gəlir və biz bilmirik ki, bu prosesin tam getməsinə nə qədər ferment tələb olunur. Alilərin DNT-si kifayət qədər təkrarlanan nukleotid ardıcıllığından ibarət olur.

Müəyyən edilmişdir ki, xəritəyə salınan genlər ümumi DNT-dəki genlərin çox kiçik faizini təşkil edir (haploid nabordakı DNT-nin). Ribosom RNT-si nüvəcik əmələ gələn zonada sintez olunur və xromosomda onun 2,3,4- sahəsi olur. hibrid DNT-r-RNT molekulunun, habelə DNT-ni ribosom RNT-si ilə doyuzdurulması nəticəsində hər bir sistronun (28 S-18 S arası kodlaşdıran) 130 dublikatı olur və sistronların dublikatları ardıcıl toplanırlar. Xromosomun nüvəcik əmələ gətirən zonasının bəzi genlərinin çatışmazlığı (mutasiya) nəticəsində r-RNT-nin miqdarı azalır, digərində isə artıqlıq əmələ gəlir və sistronların sayı müxtəlif olur. Təkamül nöqteyi nəzərdən bu cür xətti artıqlığın yaranmasının əsas səbəbi uzun müddətli və tez-tez intensiv RNT-nin sintezidir (xüsusən nəqliyyat RNT-nin sintezində). Əgər biz bütün DNT-ni xromosomda transkripsiya üçün matris kimi təsiredici faktor saysaq, onda orqanizmdə DNT nin artıqlığı olmur. DNT-nin sintezinə sərf olunan enerjinin miqdarı o qədər böyükdür ki, funksiyası olmayan əlavə DNT-nin sintezinə təkamüldə yaranmış mexanizmlər imkan vermir və əgər bu baş verərsə, sonda orqanizmin (hüceyrənin) elminasiyasına gətirib çıxarır.

Amfibiyalarda DNT-nin miqdarının artıqlığı bəzi hallarda fasiləsiz DNT-nin replikasiyasına əsaslanır. Bəzi politen xromosomların disklərində DNT-nin miqdarı 2,4,8, 16 dəfə çox olur və aralıqlara təsadüf edilmir, lakin bu cür artımın eninə və xətti təkrarlanması müşahidə olunmur və əgər bu, nəzəri cəhətcə mümkün olsaydı onda sintezdə DNT xromatidlər arasında paylanılaraq tarazlaşdırılır və orqanizmin inkişafında onun təsir effekti müşahidə edilmir.

ƏDƏBİYYAT

1. Baker W.K. Genetic Analysis. Boston, Houghton Mifflin Co. 1965. **2.** Mazia D. Mitosis and the physiology of Cell Division, In The Cell Vol.III J.Brachet and A.E.Mirsky eds, New York, Academic Press (1961), pp 77-412. **3.** Rhoades M.M., Meiosis, in the Cell, vol III. Pp 1-76. **4.** Symposium on Genes and Chromosomes. Structure and Function. National Cancer Institute Monograph, № 18. 1955. **5.** Uhl. C.H., Chromosome Structure and Crossing over, Genetics 51, 191-207 (1965). **6.** Whitehouse H.L.K., Crossing over, Sci Progress, London 53, 285-286 (1965). **7.** Beerman W, Clever U., Cromosome Puffs, Soi Ain., 210, 4 (1964). **8.** Bodmer W.F., Parsons P.A., Linkaqe and Reckombination In Evolution, in Advances in Genetics, vol II, M.Demerec ed New York. Academic Press (1962), pp 2-100. **9.** Clever U., Gene Activity Patterns in Cellular Differtiation, Am. Zoologist, 6. 33,1966. **10.** Dronomraju K.R., The Function of the "Y" Chromosome in Man, Animals and Piantsin, in Advances in Genetics, vol 13, M.Demerec et New York Academic Press (1965), p. 227 Genetic Control Differentiation. Brook haven Symp. Biol, 18, 1965. **11.** Hsu T.C., Genetic Citology, in Cells and Tiss u es in Culture, vol I. E.N.Willmer ed New York. Academic Press (1965), pp. 387-461. **12.** Stebbins G.L., Chromosomal Variation and Evolution, Science 152, (1966), pp. 1463-1469. **13.** Barr M.L., The Significance of Sex Chromatin, Intern, Rev. Cytol. 19. (1966), pp. 35-95

Анализ на цитологической основе генетической непрерывности развития живых организмов

Г.М.Мамедов

При цитологических исследованиях мейоза граната было выявлено прямая зависимость между плоидностью и количеством ДНК в ядре. Если количество ДНК в сперматозоиде граната составляет 1М, то в ранней интерфазе диплоидной клетки оно равно 2М. Число М здесь является показателем количества ДНК и не имеет никакой связи с количеством хромосом. В результате репликации ДНК в S-фазе клеточной интерфазы значение данного показателя достигает 4М и уже в анафазе после расхождения хроматид друг от друга это значение количества ДНК в ядре уменьшаясь в два раза становится равным 2М. Процесс уменьшения и увеличения количества ДНК в ядре обусловливает появление цикла его регуляции. В фазе формирования гамет граната, количество ДНК в ядре уменьшаясь становится равным 1М. Количества ДНК увеличивается один раз только в одном из двух заменяющих друг друга механизмов мейоза. Во время первого деления в профазе гомологичные хромосомы расходятся, распределяясь между двумя клетками и количество ДНК в обеих клетках становится равным 2М. Во втором делении же сестринские хроматиды расходятся образуя четыре ядра и количество ДНК в них становится равным 1М. Согласно генетической непрерывности развития жизни если вся ДНК ядра при транскрипции обладает функцией матрицы, тогда лишняя ДНК в ядре отсутствует. Энергия, потребляемая для синтеза ДНК настолько огромна, что механизм развития, возникший в течение эволюции не позволяет прохождению синтеза нефункциональной ДНК, и даже если такое происходит, то это приводит к элиминации организма (клетки). В статье всесторонне с новым осмыслением интерпретируются данные, полученные как нашими, так и зарубежными исследователями, таких функциональных процессов хромосом, как синапсис, кроссинговер, сегрегация, дрейф генов, хиазмы, интерференция и механизмы образования в тканях повышенного количества ДНК.

Ключевые слова: мейоз, профаза, ДНК, эволюция, ядро, ядрышко, клетка, ген, сцепленность, кроссовер, кроссинговер, пуф, петли, диск, конъюгация, интерференция, хиазма, синапсис, сегрегация, белок

Analysis on the cytological basis of the genetic continuity of development in living organisms

G.M.Mammadov

In cytological studies of meiosis in pomegranate, a direct relationship between ploidy and the amount of DNA in the nucleus was found. If the amount of DNA in the pomegranate spermatozoon is 1M, then in the early interphase of the diploid cell it is 2M. The number M here is an indicator of the amount of DNA and has no connection with the number of chromosomes. As a result of DNA replication in the S-phase of the cellular interphase, the value of this indicator reaches 4M and already in anaphase after the chromatid divergence from each other this value of the amount of DNA in the nucleus diminishing twice becomes 2M. The process of reducing and increasing the amount of DNA in the nucleus determines the appearance of a cycle of its regulation. In the gamete formation phase, the amount of DNA in the nucleus decreases to 1M. The amount of DNA is increased once only in one of the two meiosis mechanisms that replace each other. During the first division in the prophase homologous chromosomes diverge, being distributed between two cells and the amount of DNA in both cells becomes equal to 2M. In the second division, the sister chromatids diverge forming four nuclei and the amount of DNA in them becomes equal to 1M. According to the genetic continuity of life development, if all the DNA of the nucleus during transcription has a matrix function, then there is no extra DNA in the nucleus. The energy consumed for DNA synthesis is so huge that the development mechanism that emerged during evolution does not allow the passage of the synthesis of nonfunctional DNA, and even if this happens, it leads to elimination of the organism (cell). In the article, the data obtained by both our and foreign researchers, such functional chromosome processes as synapses, crossing-over, segregation, gene drift, chiasmas, interference and mechanisms of formation in the tissues of an increased amount of DNA are interpreted comprehensively with new interpretation.

Key words: *meiosis, prophase, DNA, evolution, nuclear, nucleus, cell, gene, linkage, crossover, crossing-over, puff, loop, disk, conjugation, interference, chiasm, synapses, segregation, protein*